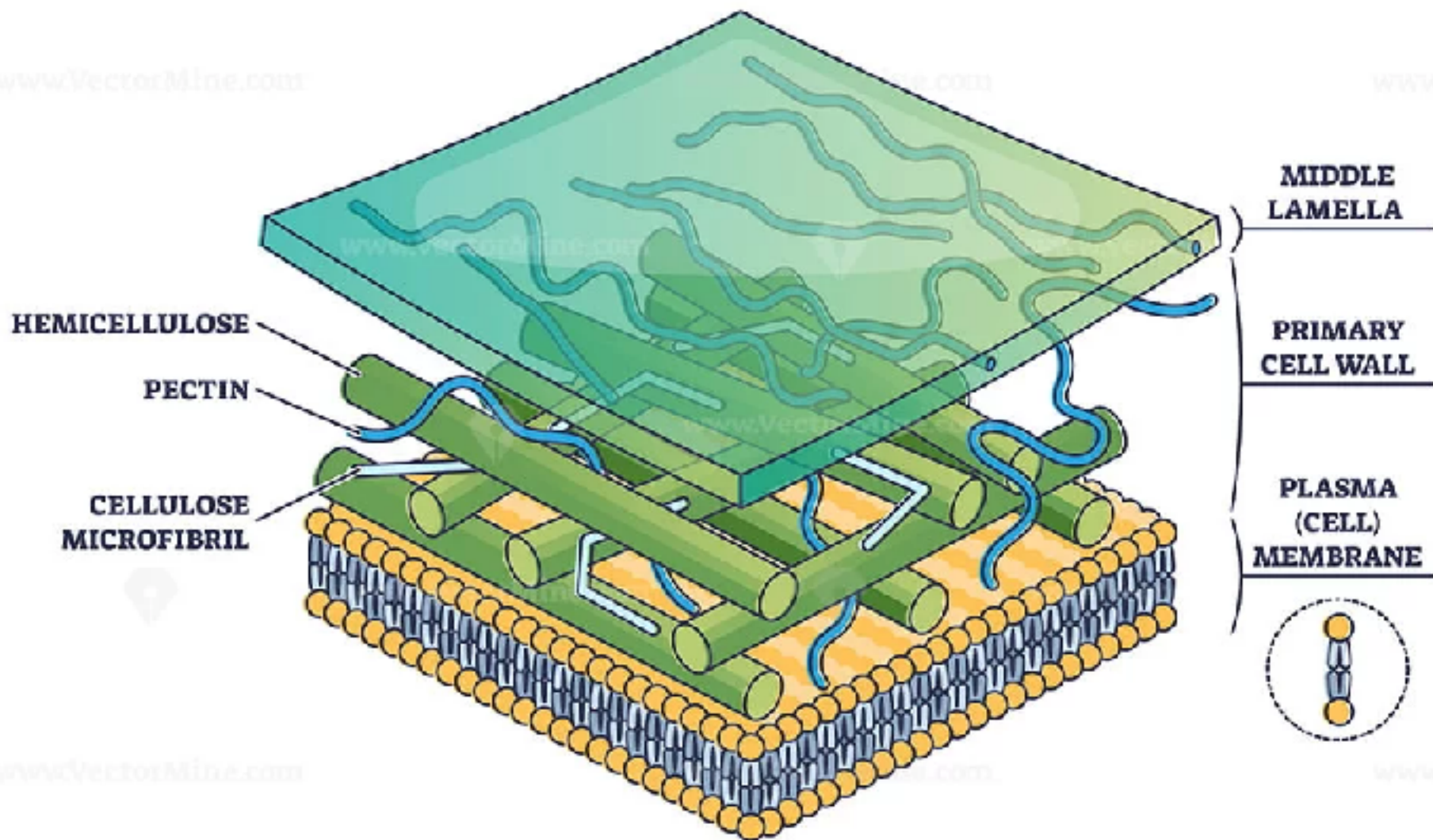


CELL WALL STRUCTURE

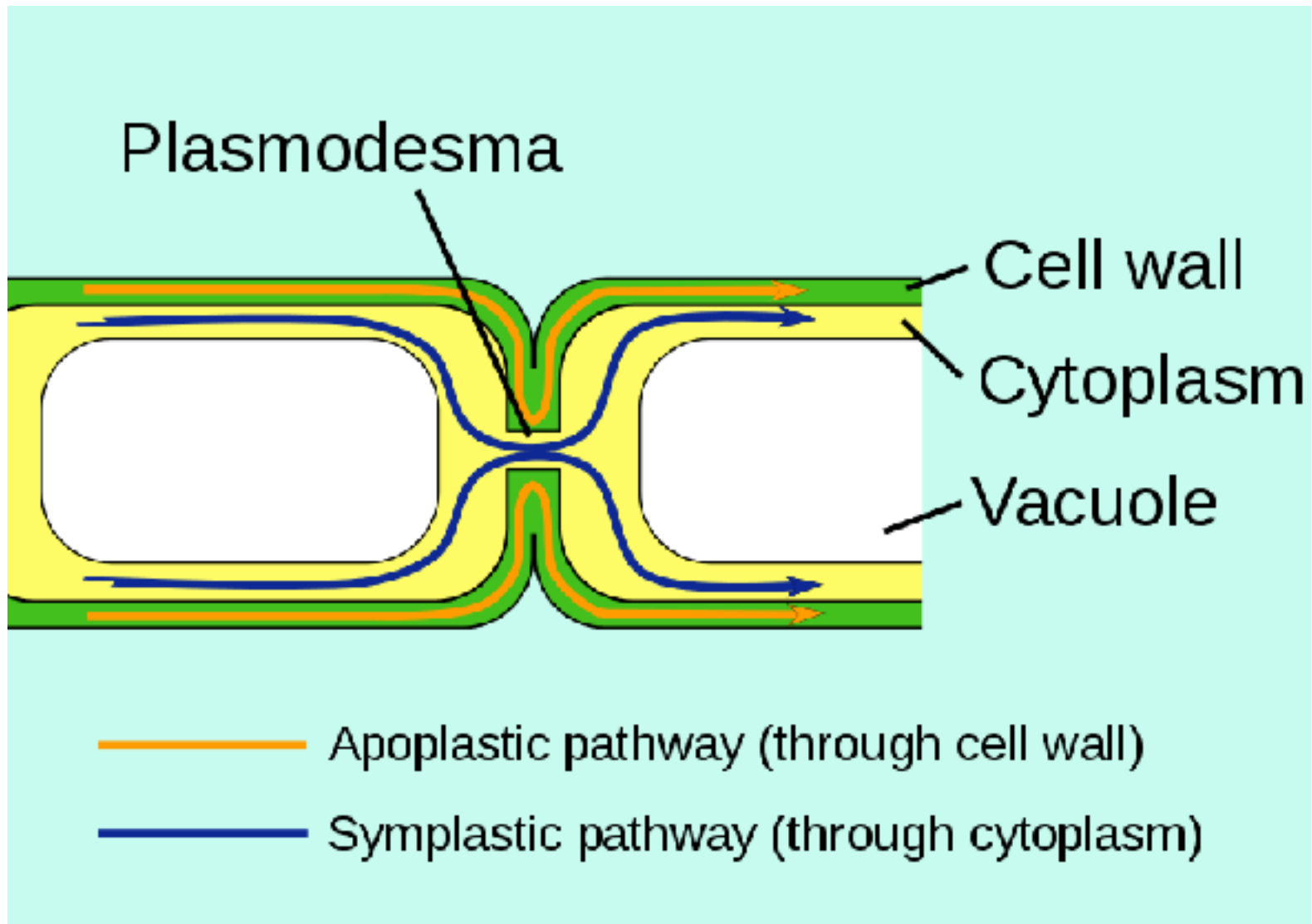


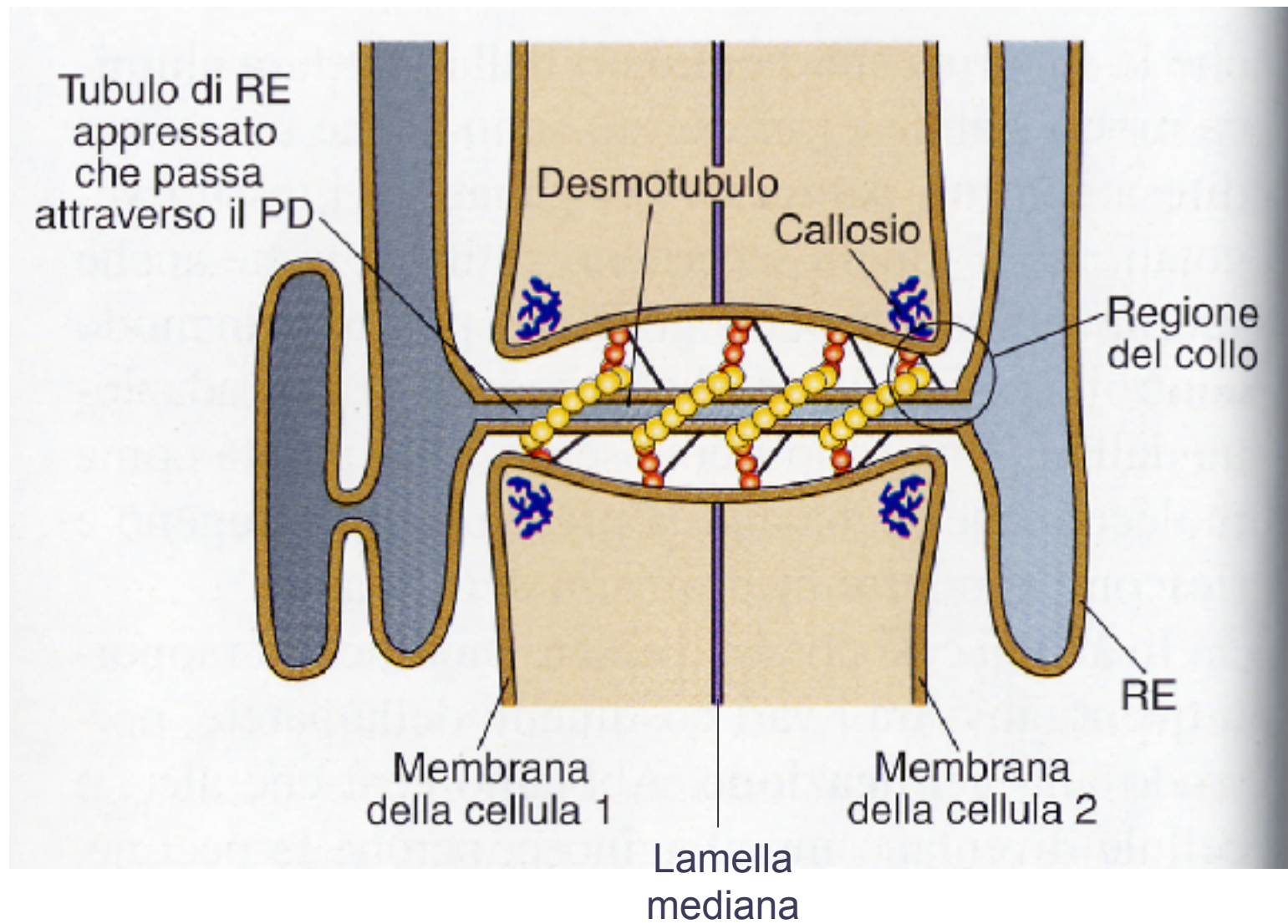
GELIFICAZIONE

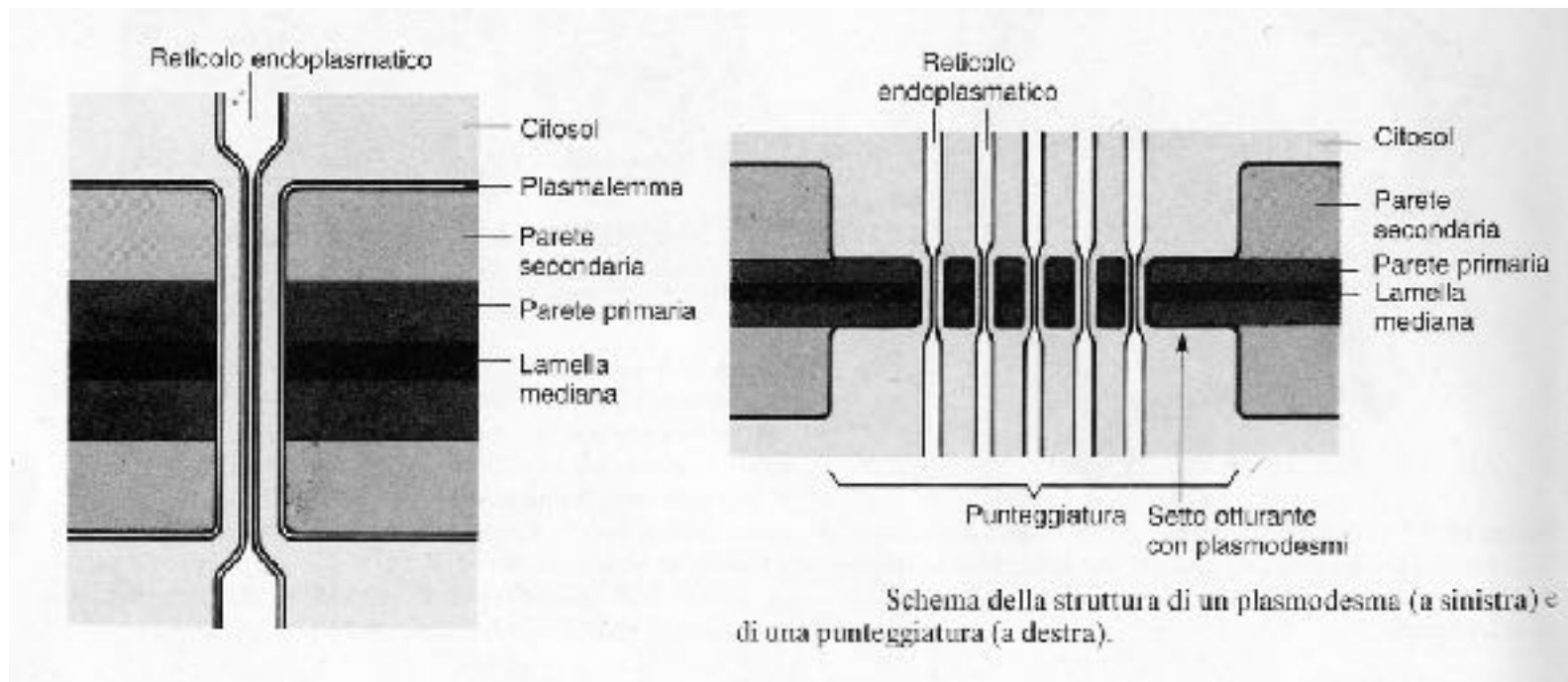
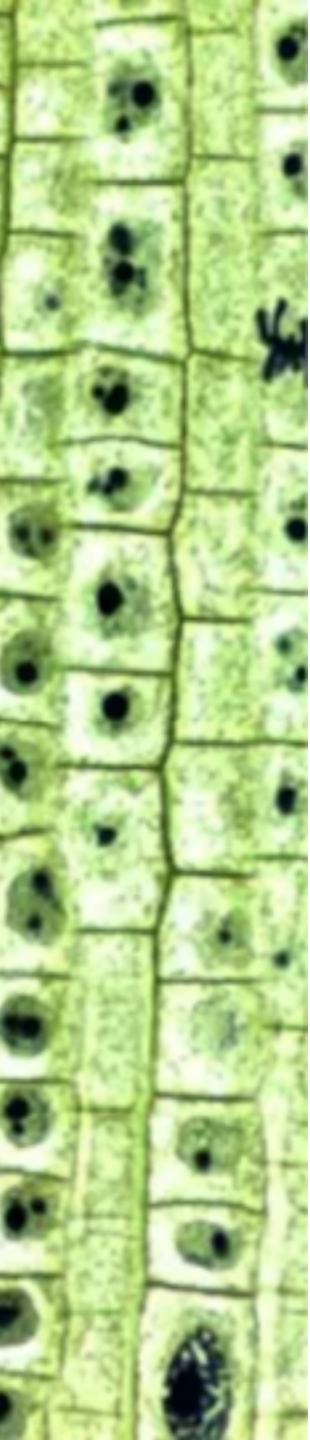
- Frequente è la formazione di **MUCILLAGINI dovuta a un aumento delle sostanze pectiche nella parete.**
- La parete, in tal caso, assume un aspetto mucillaginoso e in presenza di acqua si rigonfia enormemente.
- Cellule a mucillagine si trovano nei fiori del tiglio, nelle radici, nelle foglie e nei fiori e nel tallo di alcune alghe rosse che proprio per la loro caratteristica sono utilizzate per la produzione della gelatina detta “agar”. Sono pertanto dette agarofite.



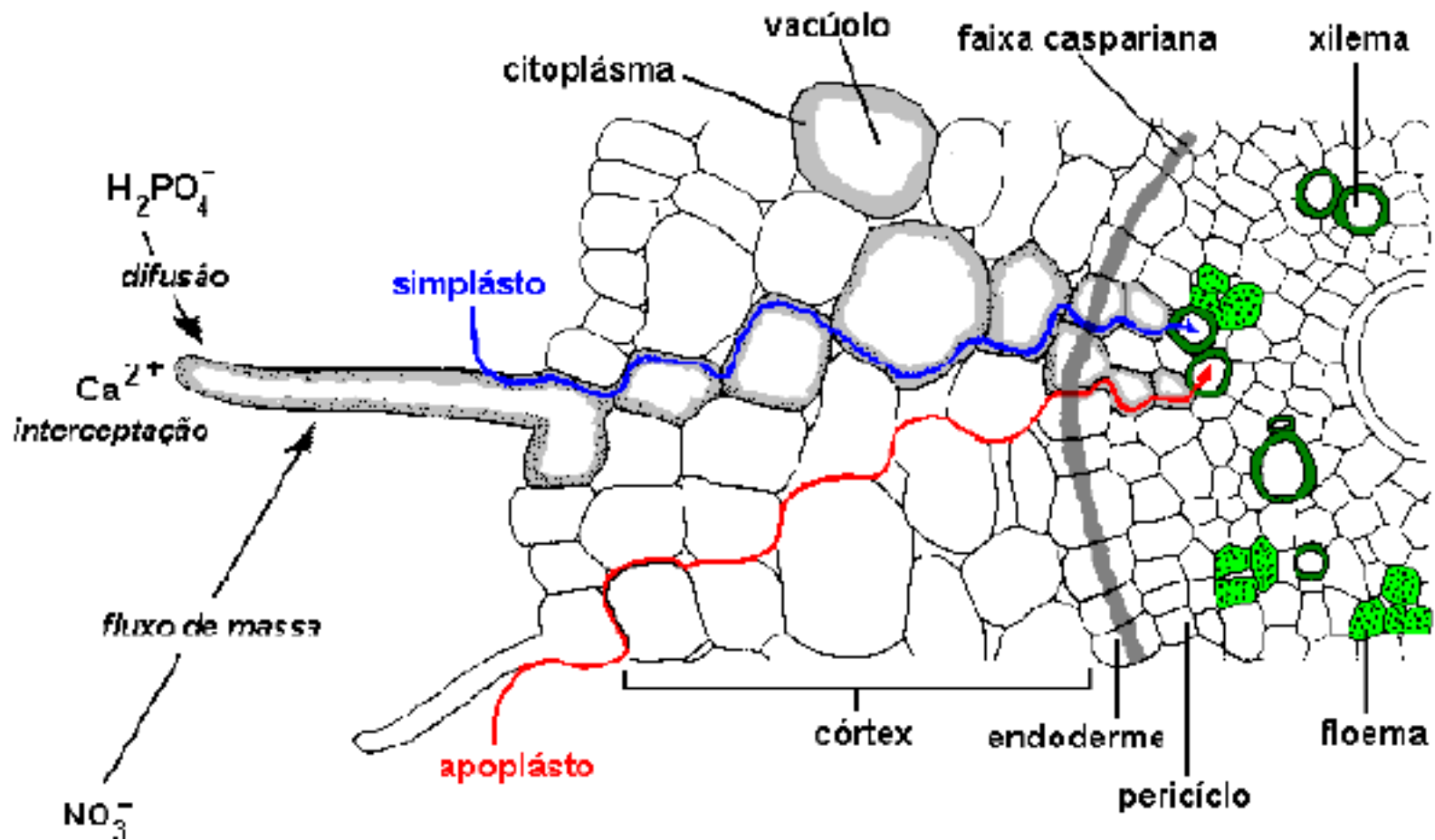
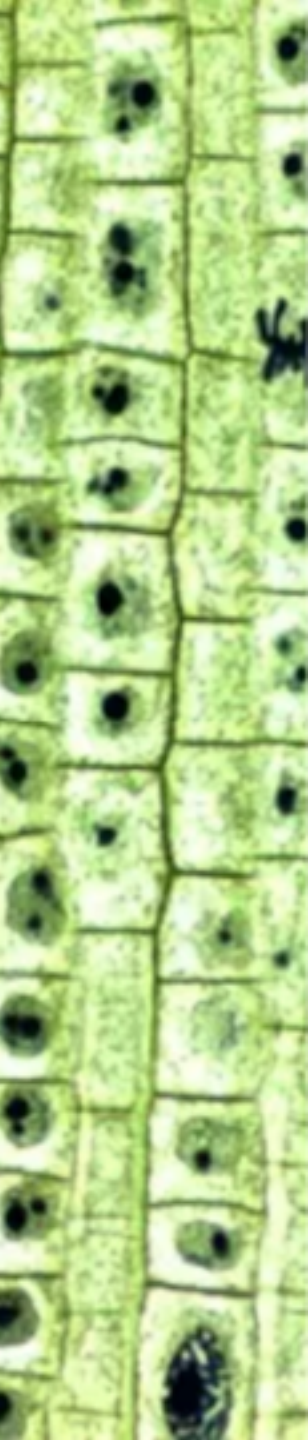
Simplasto vs Apoplasto





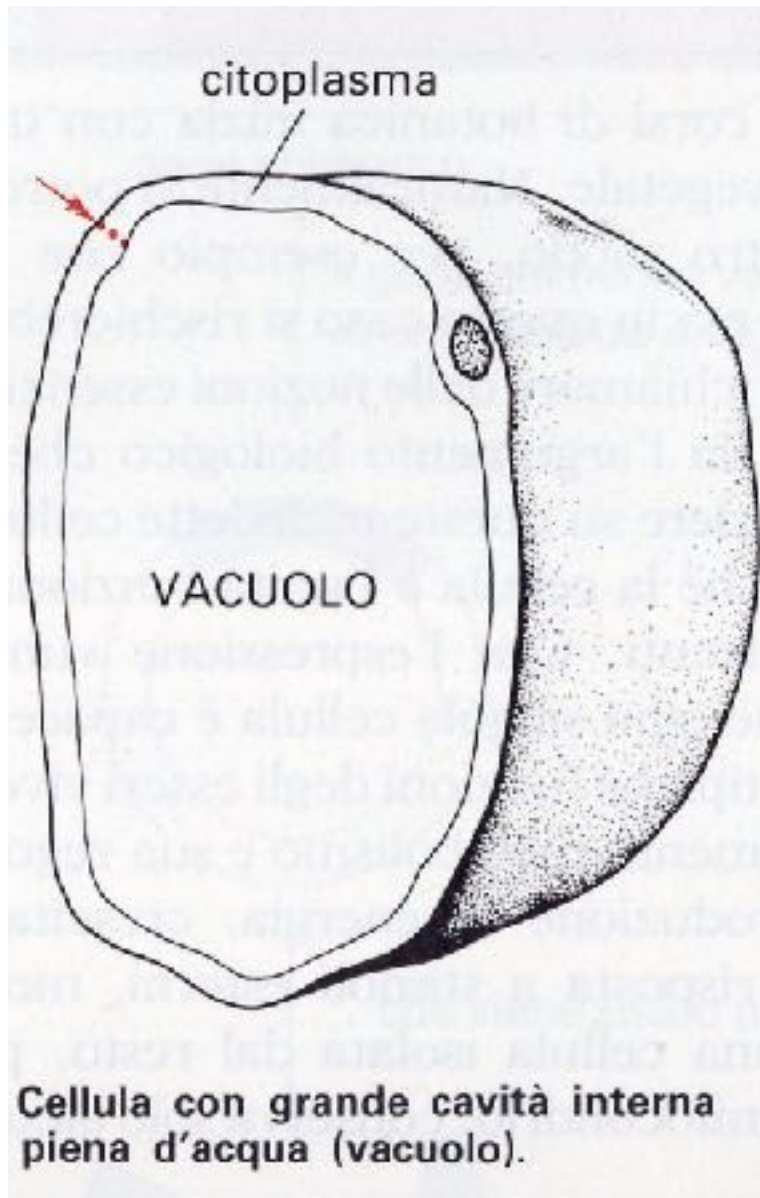
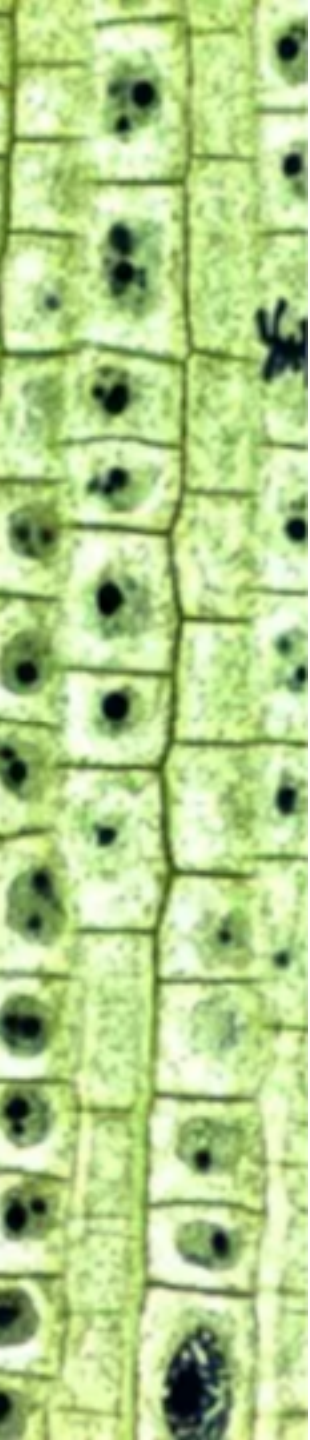


Nei tessuti vegetali, grazie ai plasmodesmi, si crea un **continuum di cellule viventi** che viene definito **SIMPLASTO**. Ad esso si contrappone l'**APOPLASTO**, lo spazio non plasmatico all'esterno delle membrane cellulari, che forma un secondo continuum, contrapposto al primo.



A microscopic image of a plant cell, likely from an onion skin, showing a large, clear central vacuole. The cell is surrounded by other cells, some of which are also visible in the background. The word "VACUOLO" is overlaid in a stylized font across the center of the image.

VACUOLO

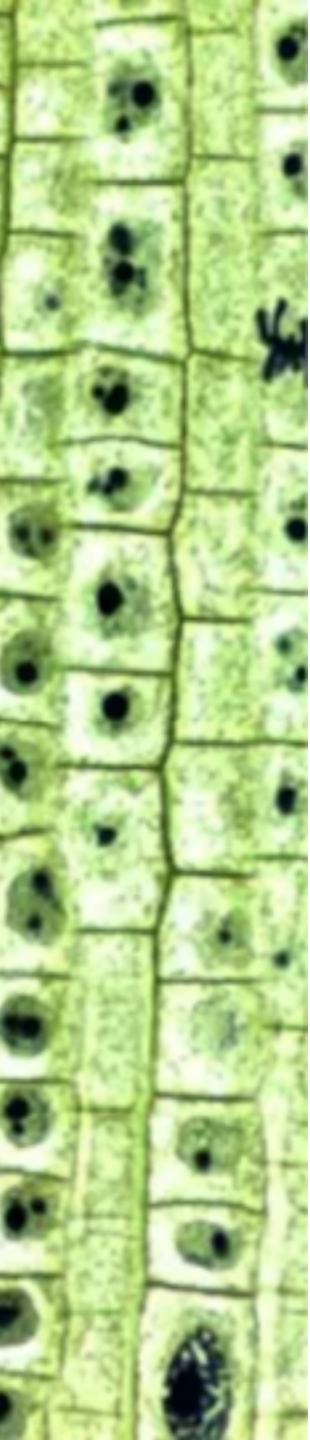


- **Succo vacuolare** pH 5,0-5,5
- **Incluso nel sistema di endomembrane**
- **Tonoplasto**, con limitato passaggio di protoni ma permeabilità agli ioni maggiore rispetto alla membrana plasmatica
- **Compartimento specializzato e dinamico**
- **I vacuoli sono numerosi in cellule non differenziate, mentre nelle cellule differenziate questi si fondono in un unico grande vacuolo.**



Il **vacuolo vegetativo** può diventare la sede di:

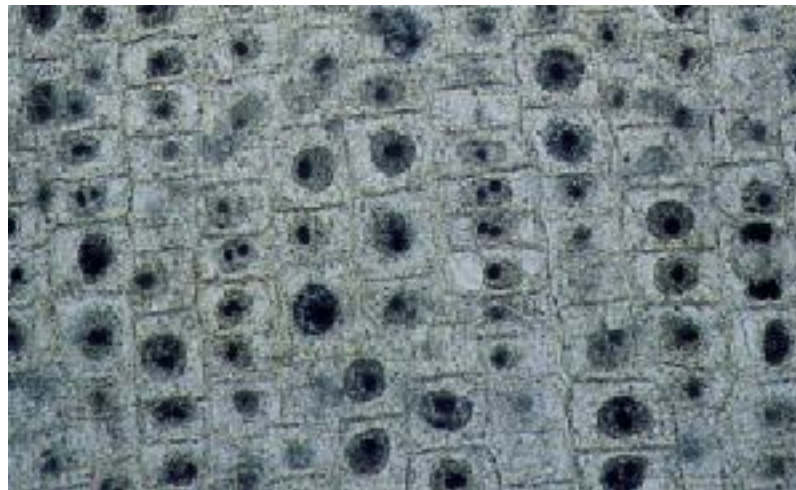
- 1) accumulo di ioni e metaboliti
- 2) confinamento di prodotti di riserva in tessuti speciali (lipidi, carboidrati, aa, proteine).
- 3) accumulo di potenziali composti di difesa o di reazione a stress biotici e abiotici.
- 4) accumulo di pigmenti polari idrosolubili.
- 5) per processi di detossificazione (es. da metalli pesanti).



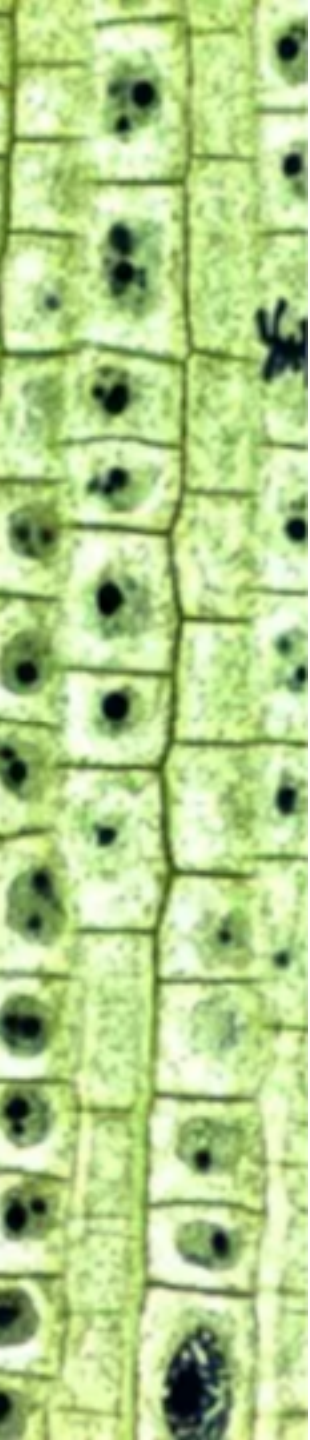
Una cellula vegetale può contenere più vacuoli con differenti caratteristiche, il più imponente per dimensioni è il cosiddetto **VACUOLO VEGETATIVO**.



Questo è lo stadio finale di un processo di formazione che parte da una cellula meristemica che dà origine a una cellula che si differenzia, con conseguente vescicolazione, coalescenza e accrescimento del sistema di membrane.



Il processo inizia da una serie di vescicolette dette **PROVACUOLI** originatesi dal corpo del Golgi.



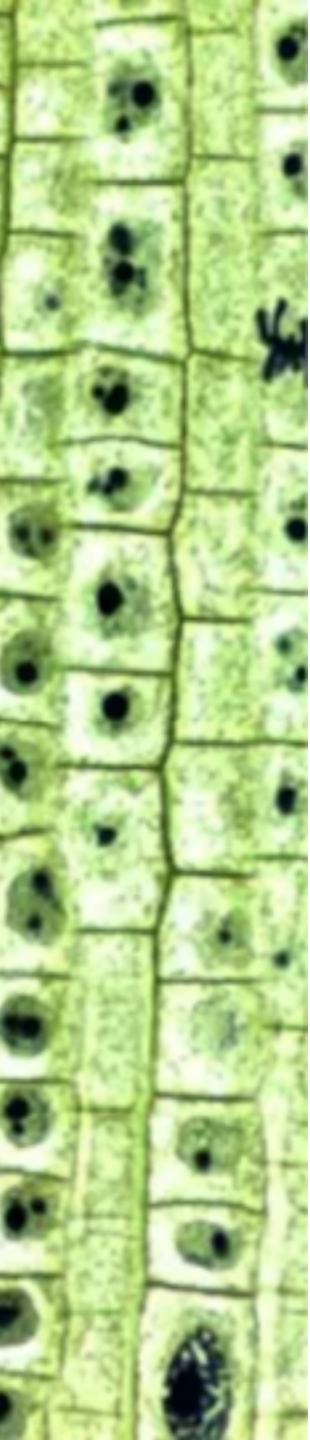
- I provacuoli possono evolvere in vacuoli con la confluenza di ulteriori vescicole, oppure fondersi con un vacuolo preesistente, modificandone il contenuto e le proprietà.
- I vacuoli neoformati possono quindi fondersi tra loro producendo uno o pochi grossi vacuoli.
- I vacuoli sono molto fragili, e studiarne il contenuto è stato molto difficile. In tempi relativamente recenti è stato possibile dimostrare che essi sono coinvolti in importanti aspetti del metabolismo cellulare, e che cellule di tessuti diversi possono avere vacuoli specializzati.
- Il grande vacuolo centrale (**VACUOLO VEGETATIVO**) risulta delimitato dalla membrana detta **TONOPLASTO**, che deriva dalla somma delle membrane di vescicolette che si sono progressivamente fuse fra di loro.



Il **vacuolo vegetativo** può diventare la sede di:

- 1) accumulo di ioni e metaboliti
- 2) confinamento di prodotti di riserva in tessuti speciali (lipidi, carboidrati, aa, proteine).
- 3) accumulo di potenziali composti di difesa o di reazione a stress biotici e abiotici.
- 4) accumulo di pigmenti polari idrosolubili.
- 5) processi di detossificazione (es. da metalli pesanti).

**Vacuolo + parete cellulare + membrana cellulare →
TURGORE CELLULARE**, che consente crescita e
mantenimento della forma degli organi in struttura
primaria di una pianta

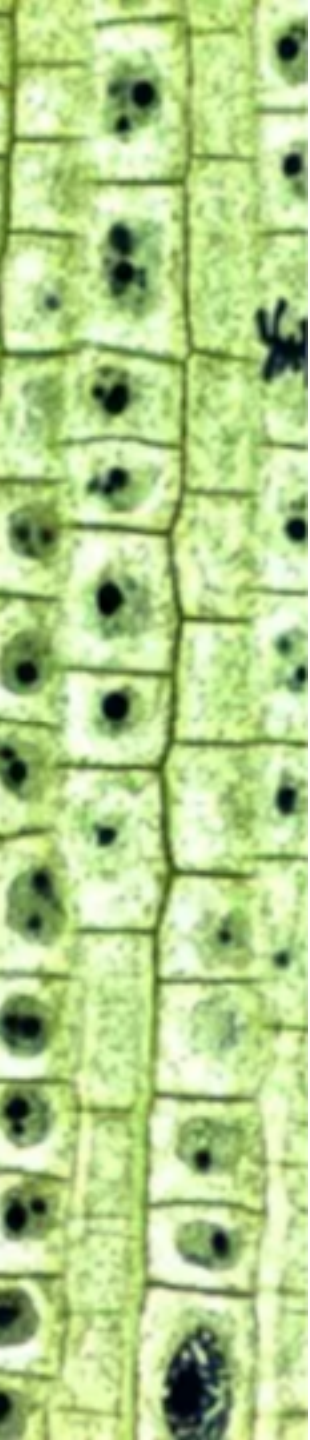


Contenuto di ioni e metaboliti nel succo vacuolare

- K^+ è prevalente
- elevate concentrazioni di elementi presenti a basse o bassissime concentrazioni nel citoplasma, e.g. Ca e Na.
- molto abbondanti ed in elevate concentrazioni anioni inorganici (es. Cl^-), acidi organici (soprattutto ac. malico), mono-, bi- o triglucidi solubili (es. saccarosio), ed aminoacidi.

Vacuolo = “trappola” acida, **pH compreso tra 5 e 6**, ma che diventa molto acido in alcuni gruppi di piante, che hanno un metabolismo di assimilazione della CO_2 particolare (piante “CAM”), con **pH=2**.

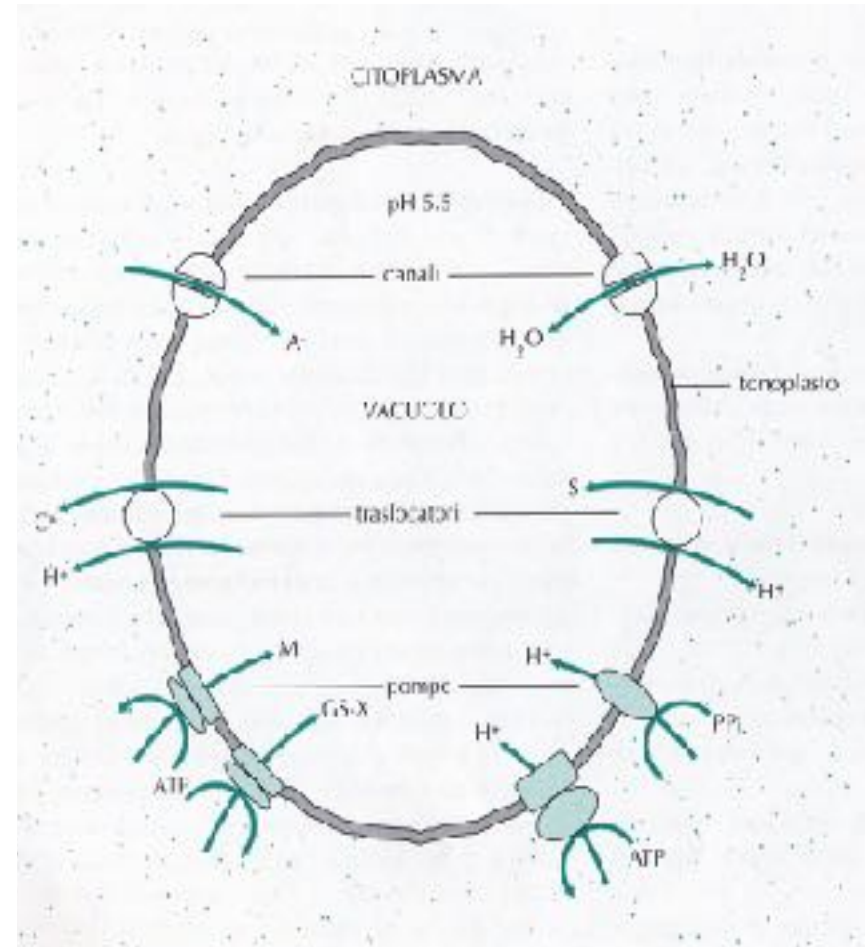
Basso (=acido!) pH anche nel vacuolo di tessuti particolari, e.g. polpa di alcuni frutti (es. agrumi).



L'acidificazione comporta una differenza di elettropotenziale, che stimola la attività di due tipi di pompe protoniche, che consumano energia (sono ATP- e PPI-dipendenti)

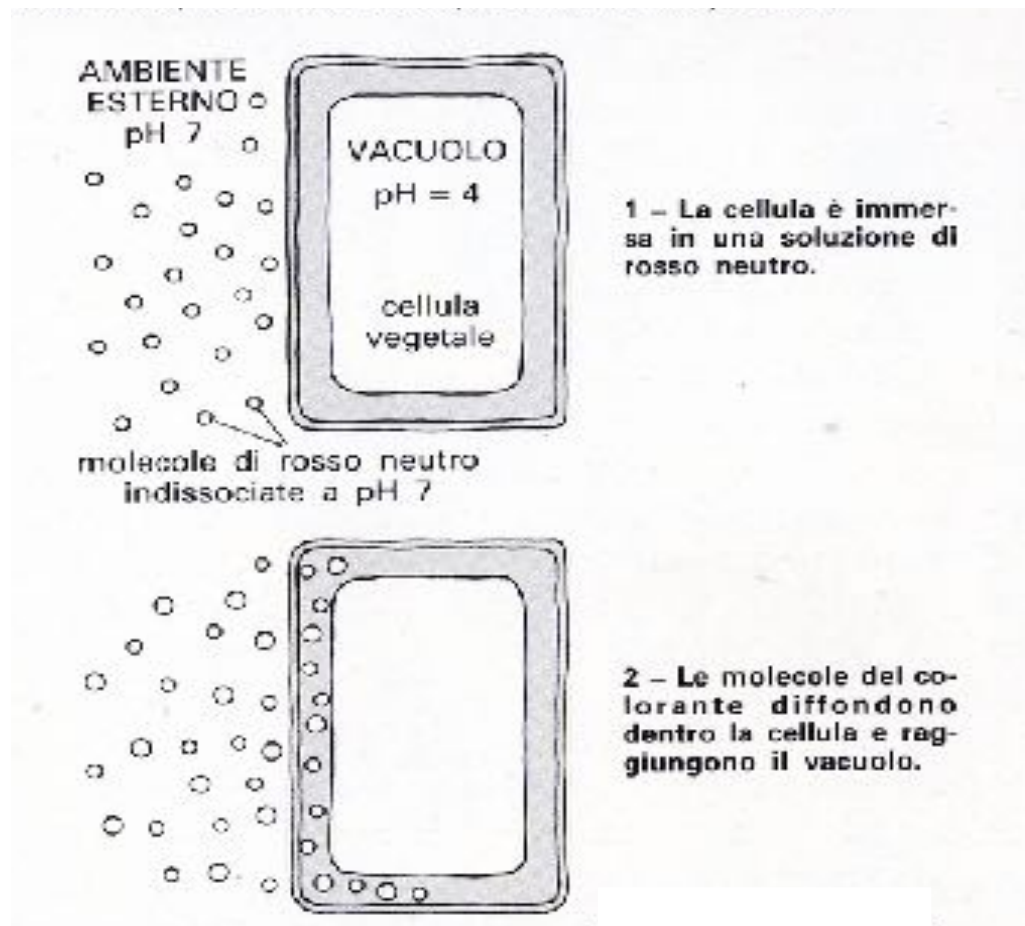
Accumulo di protoni all'interno del tonoplasto → eccesso di cariche positive → richiamo automatico di anioni carichi negativamente.

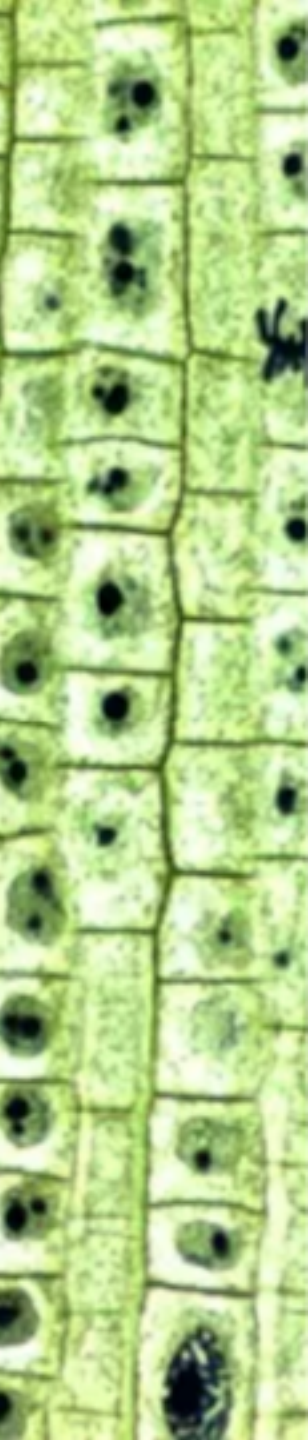
I protoni poi vengono usati da sistemi traslocatori per importare altre molecole, mentre altri traslocatori energia-dipendenti possono importare all'interno del vacuolo sostanze molto diverse, tra le quali zuccheri, peptidi, alcaloidi.





L'elevata acidità vacuolare può determinare l'intrappolamento di molecole che, non cariche a livello citoplasmatico, diffondono attraverso il tonoplasto, acquisendo una carica positiva (perché dissociate) che ne impedisce il viaggio a ritroso...



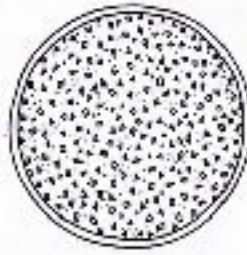


3 – Al pH del vacuolo le molecole del colorante si dissociano e assumono una carica positiva. Le molecole cariche positivamente non possono più riattraversare la membrana che circonda il vacuolo.

Talvolta l'accumulo di un soluto in una cellula o in un suo compartimento può essere dovuto al fatto che le sue molecole passano facilmente attraverso le membrane nella forma indissociata mentre passano difficilmente nella forma dissociata. Una volta entrate nella cellula le molecole si dissociano e vi restano prigioniere. Questo accade per esempio quando si immergono delle cellule vegetali in una soluzione di rosso neutro (un «colorante vitale», non tossico).



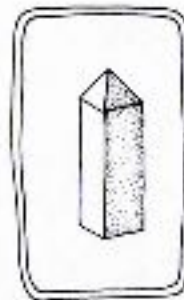
DRUSA



SABBIA
CRISTALLINA



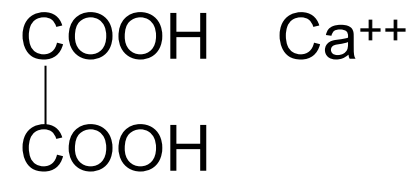
RAFIDI
(fascio di cristalli
allungati avvolti in
una guaina mucillaginosa)

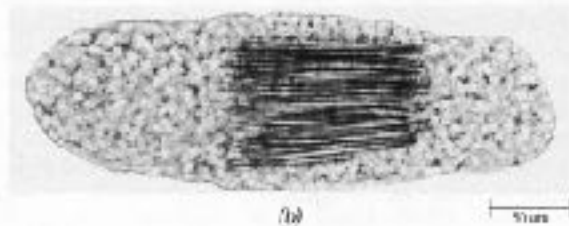
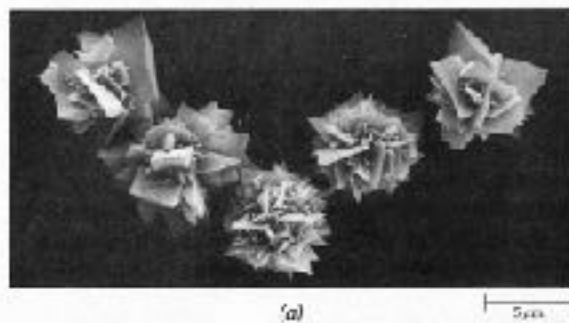
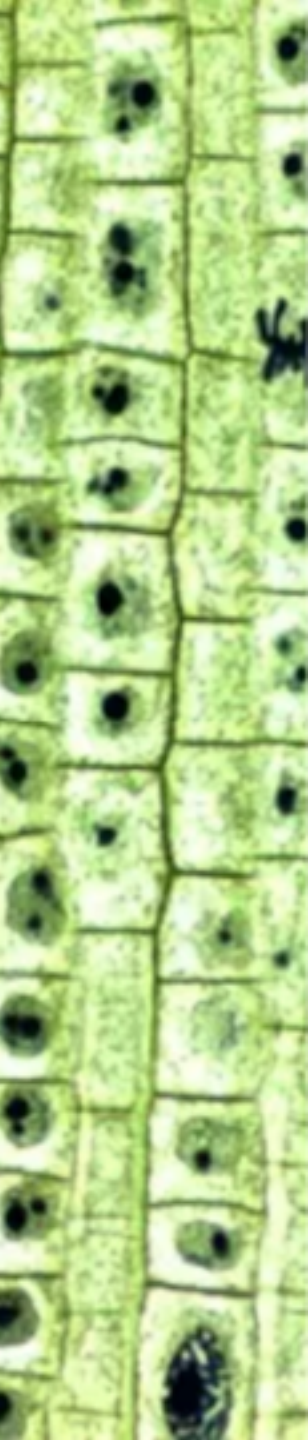


CRISTALLO
PRISMATICO

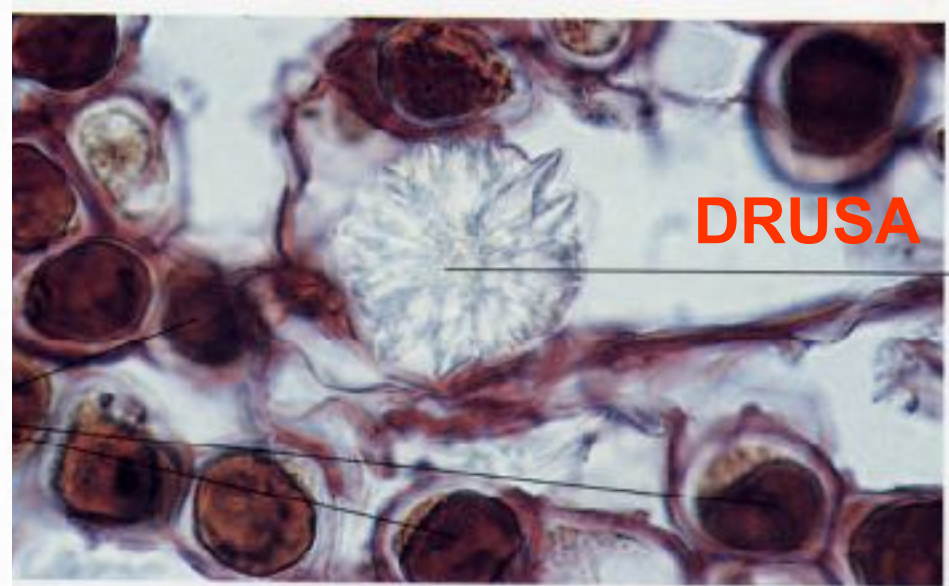
I cristalli di ossalato di calcio possono avere diverse forme. Questi cristalli possono servire da guida per identificare al microscopio droghe di origine vegetale: in tal modo si possono riconoscere le falsificazioni.

L'elevata concentrazione di calcio e di particolari acidi organici (es. acido ossalico) determina la precipitazione di cristalli, talvolta di forma spettacolare.



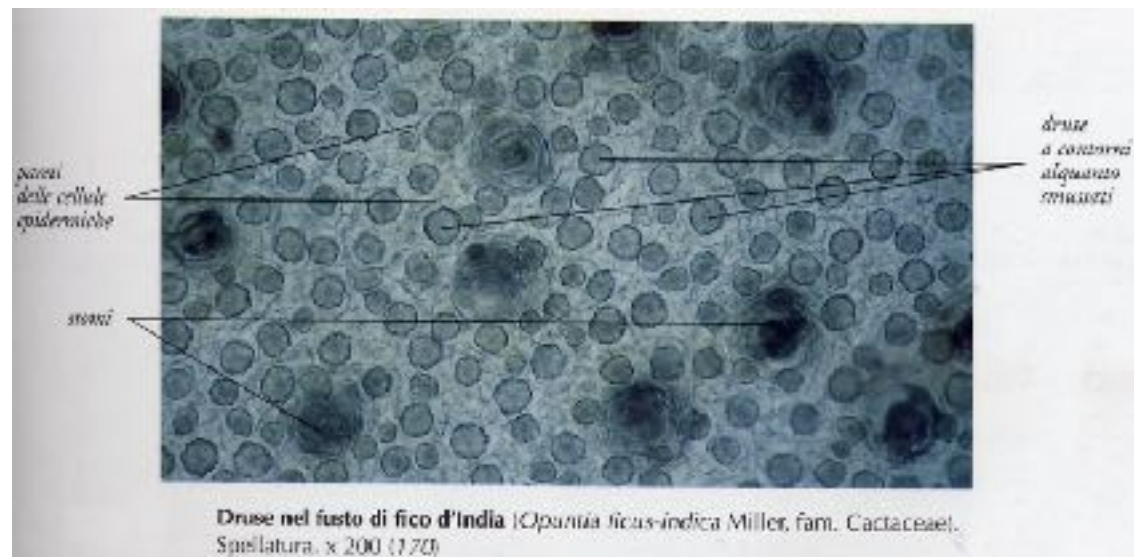


I vacuoli possono contenere differenti forme di cristalli di ossalato di calcio. (c) Druse, o aggregati di cristalli di ossalato di calcio, in cellule epidermiche di *Cereus condensans*, osservate al microscopio elettronico a scansione. (d) Un fascio di rifidi, cristalli aghiformi di ossalato di calcio, nel vacuolo di una cellula di una foglia di *Sansevieria*. Non si distingue il tonoplasto: la sostanza granulare che circonda i cristalli è citoplasma.



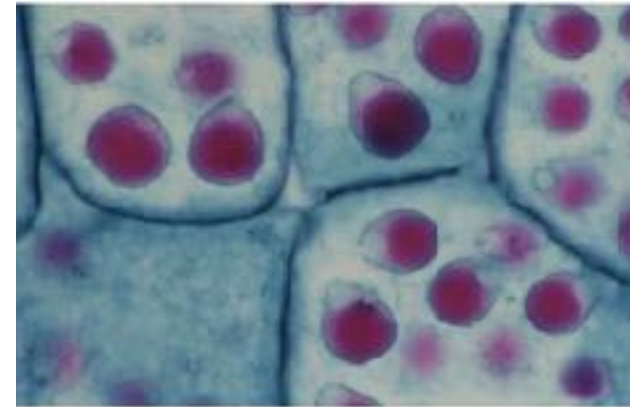
Drusa nel fusto di nocciolo (*Corylus avellana* L., fam. Corylaceae).
x 400 (320)

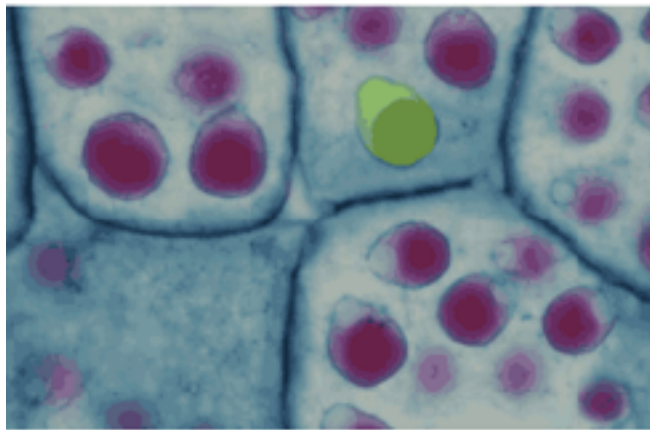
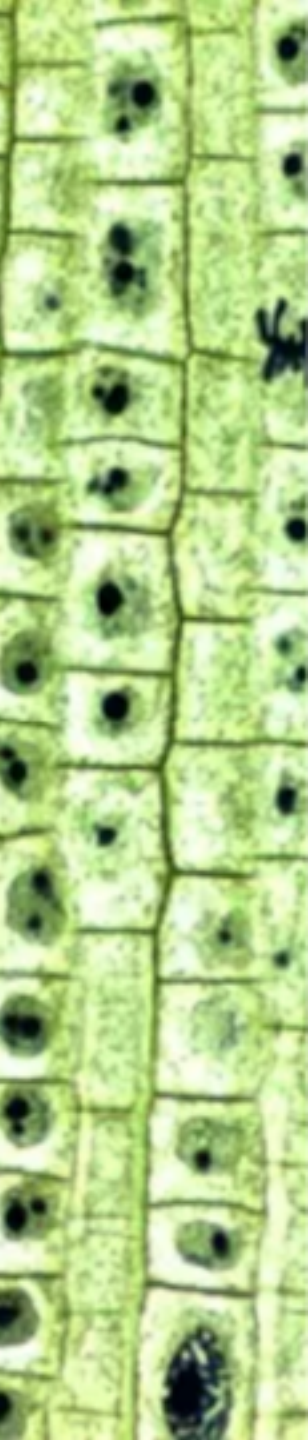
Questi inclusi cristallini da un lato rendono indisponibile il Ca, dall'altro hanno un effetto deterrente nei confronti degli animali erbivori.



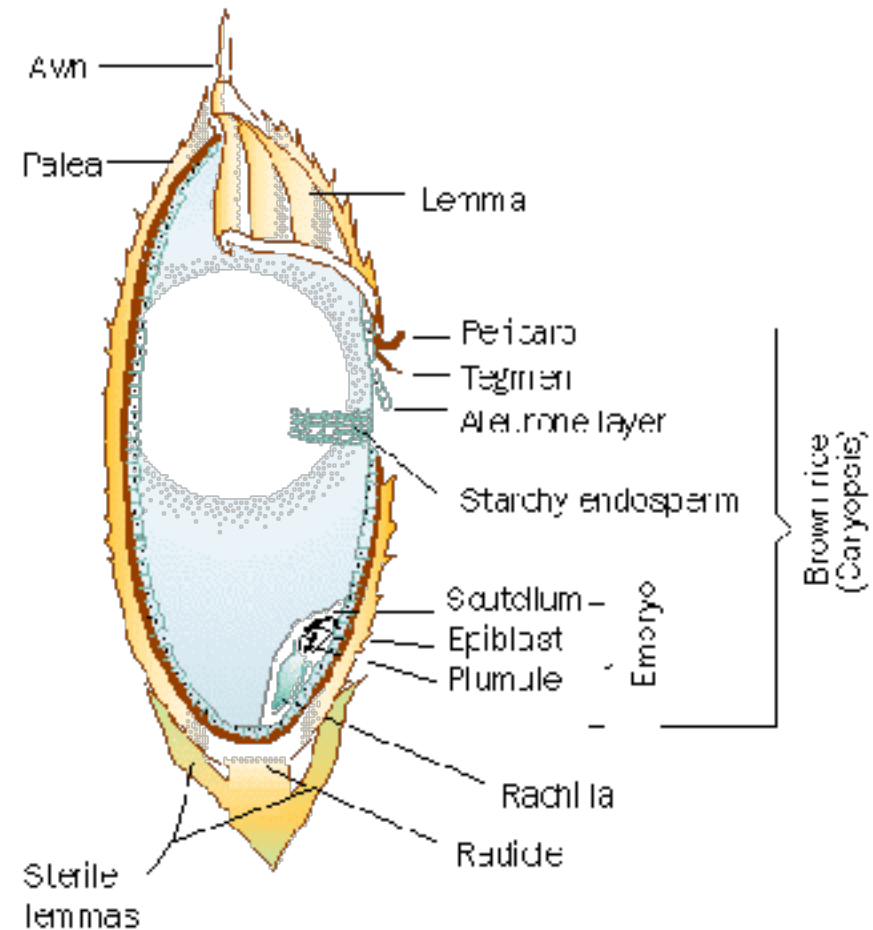
Druse nel fusto di fico d'India (*Opuntia ficus-indica* Miller, fam. Cactaceae).
Spissatura, x 200 (170)

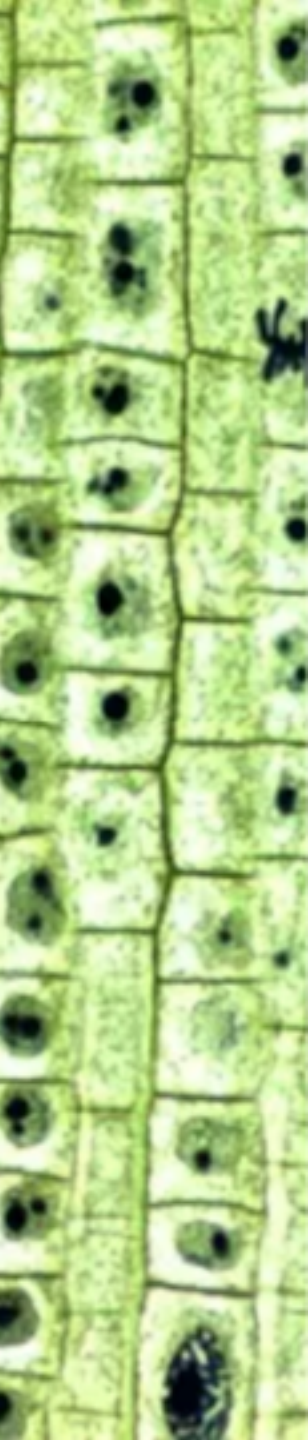
Nei semi: (leguminose, cereali) vi è un accumulo di proteine di riserva, che poi, con la maturazione e una progressiva disidratazione, produce **granuli di aleurone**





Cariosside di un cereale (frutto secco indeiscente monospermo), ad es. il grano o l'orzo, il famoso «chicco»...





LE PRINCIPALI COMPONENTI DEL CHICCO DI GRANO

GERME

Il germe rappresenta l'embrione della nuova pianta. E' situato in basso e rappresenta dal 2-4% del peso di un chicco.

Ricco di proteine, lipidi, vitamina E ed enzimi

SCUTELLO

Rivestimento che separa l'endosperma dal germe

ENDOSPERMA

L'endosperma rappresenta la parte interna del chicco ed è quasi l'83% del suo peso.

Ricco di amido e proteine di riserva

STRATO ALEURONICO

Sottile strato di cellule che riveste l'endosperma.

Ricco di proteine, lipidi, vitamine, sali minerali ed enzimi

PERISPERMA

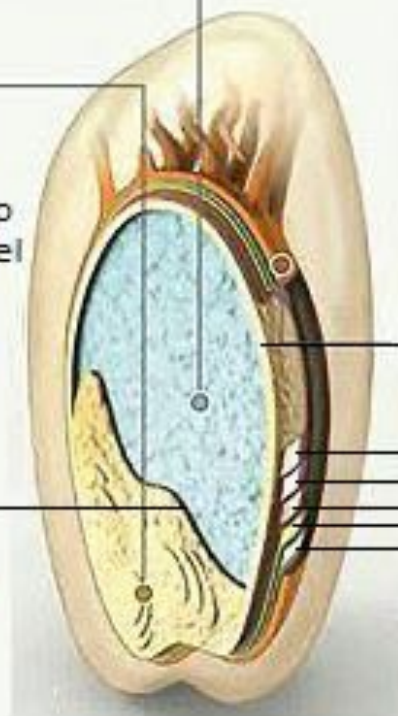
SPERMODERMA

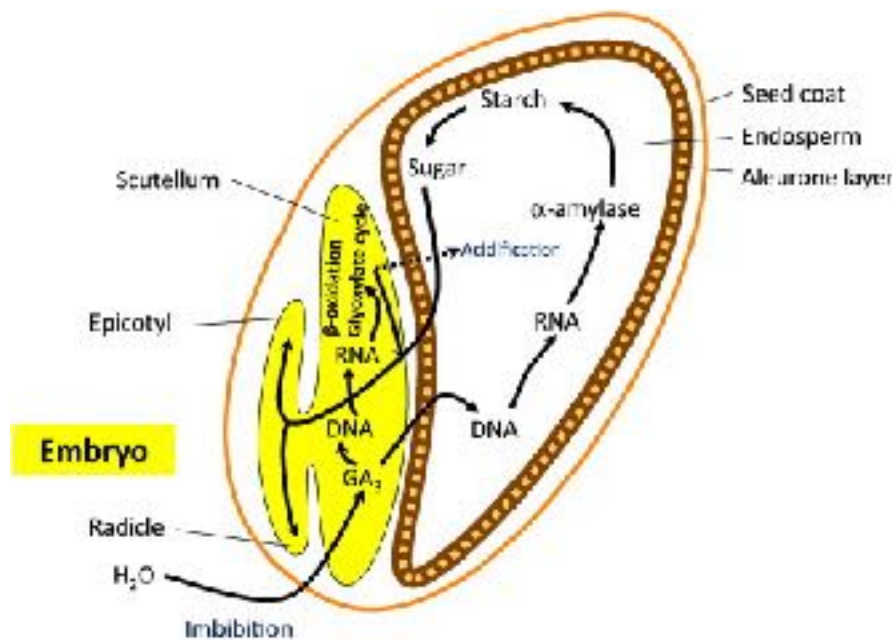
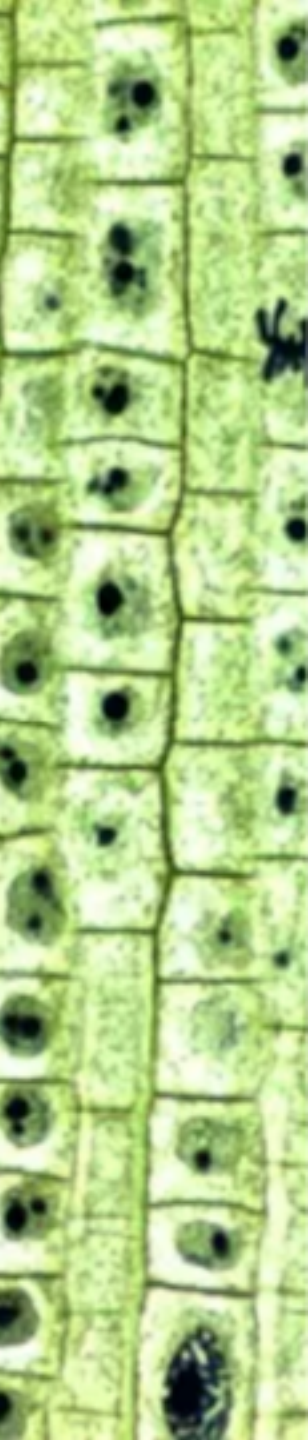
PERICARPO

CRUSCA

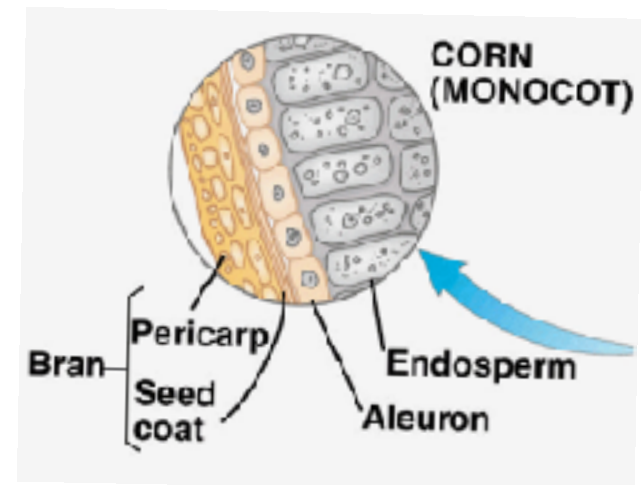
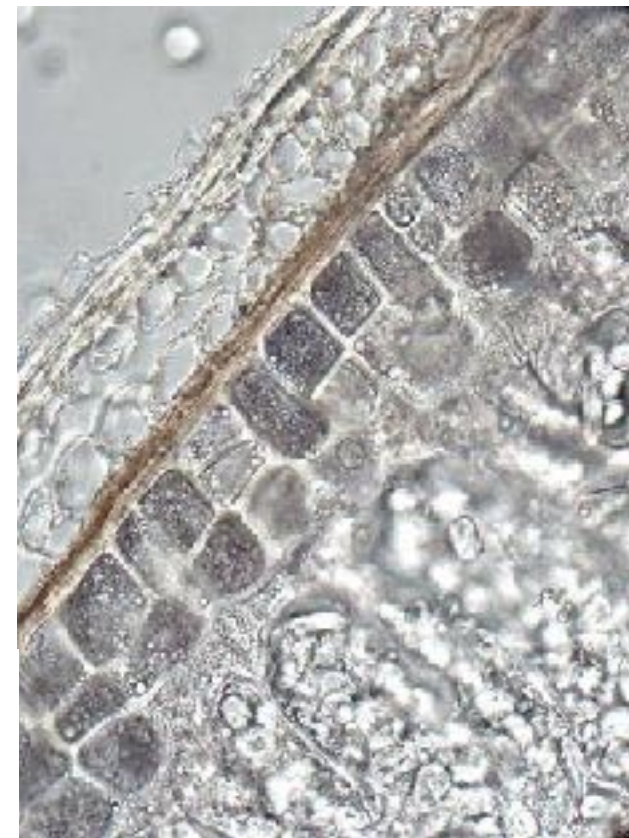
La crusca è la parte più esterna e dura della cariosside del chicco.

Ricca di fibra alimentare e sali minerali





Strato aleuronico: tra il pericarpo esterno (tegumenti di protezione) e il tessuto di riserva amilaceo (endosperma); strato monocellulare, tessuto ad elevato valore nutrizionale elevata % proteine di tipo solubile (**albumine e globuline**), **lisina**, enzimi della degradazione dell'amido (**amilasi**), proteine di riserva (proteasi).



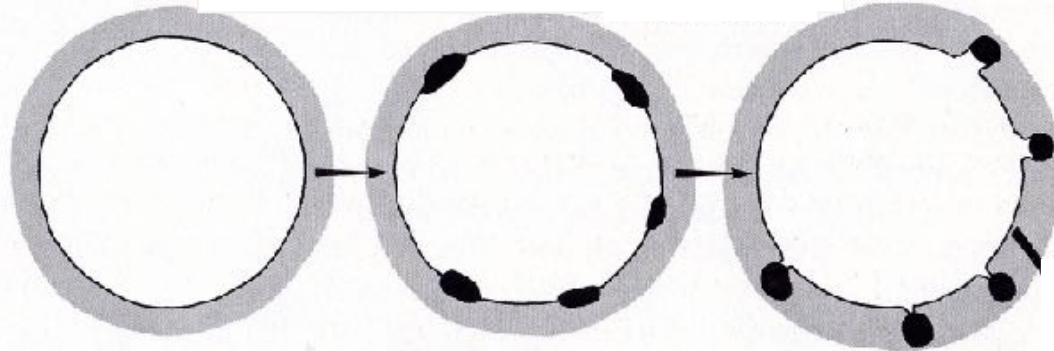
Vacuolo di riserva

Massimo
contenuto
idrico del
tessuto

Seme in maturazione (Leguminose)



Minimo
contenuto
idrico del
tessuto

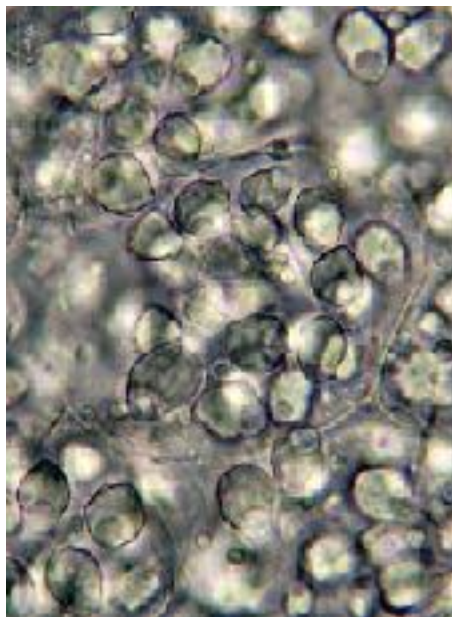
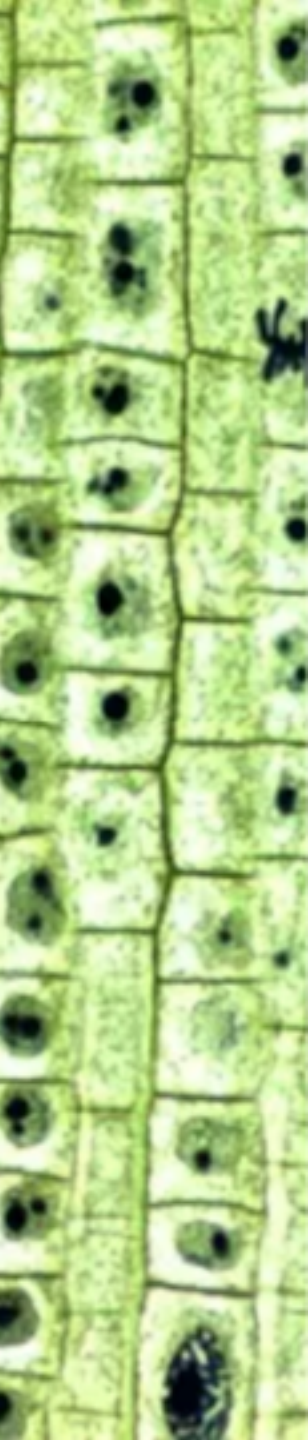


Inizialmente si ha un normale vacuolo a contenuto liquido.

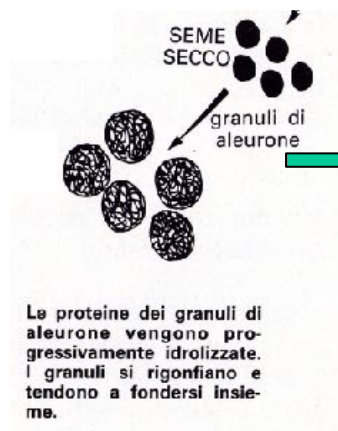
Le proteine di riserva cominciano a depositarsi in alcune zone al margine del vacuolo.

Le zone dove si sono depositate le proteine si distaccano per evaginazione dal vacuolo: si formano così dei vacuoletti a contenuto solido (granuli di aleurone).

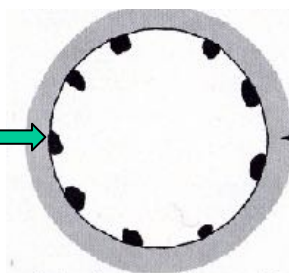
I granuli di aleurone contenenti le proteine di riserva del seme prendono origine da un vacuolo durante la maturazione e si trasformano nuovamente in un vacuolo durante la germinazione. Questa sequenza di eventi è tipica dei semi delle leguminose; nei semi di altre piante la formazione dei granuli di aleurone avviene in modo diverso.



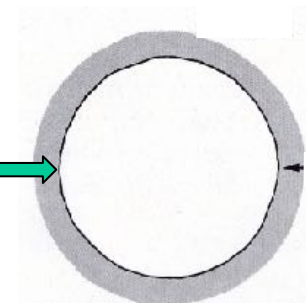
Seme in germinazione



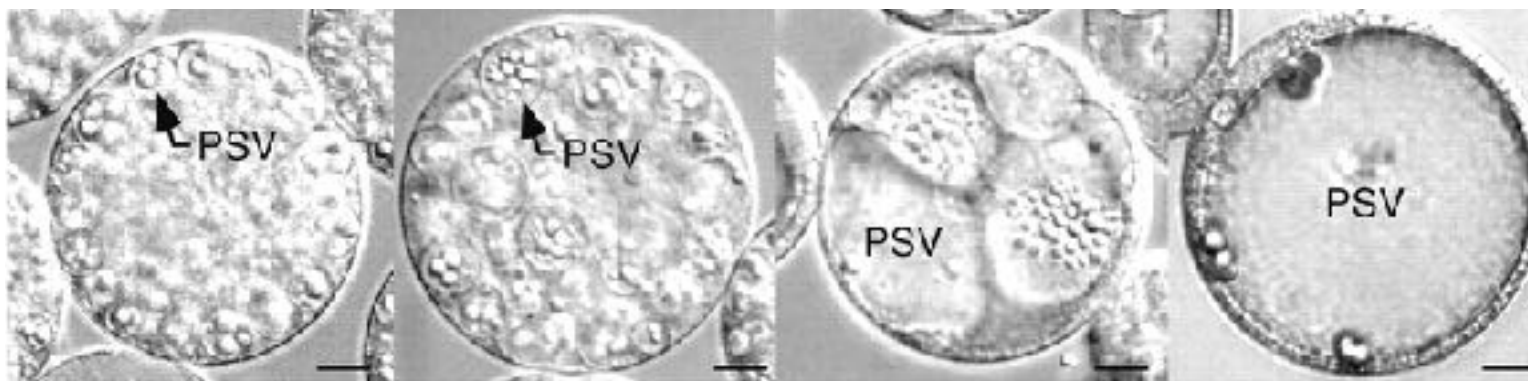
Le proteine dei granuli di aleurone vengono progressivamente idrolizzate. I granuli si rigonfiano e tendono a fondersi insieme.

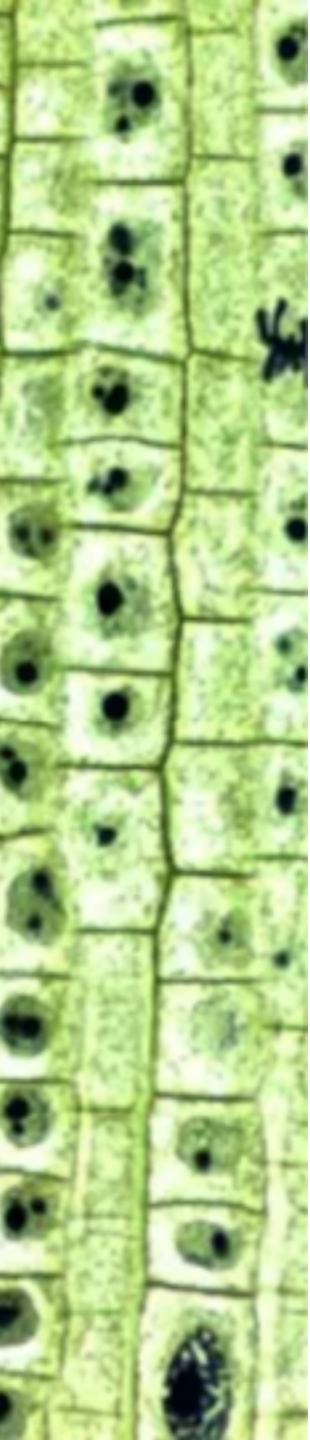


Dalla fusione dei granuli di aleurone si è formato un grande vacuolo. Ai suoi margini rimane qualche residuo di proteine non digerite.



Le proteine di riserva sono scomparse. I granuli di aleurone si sono ritrasformati in un vacuolo a contenuto liquido.





Vacuolo come deposito di sostanze di protezione

Diversi gruppi di sostanze idrofile possono essere accumulati nel vacuolo con funzioni di repellenza e difesa:

- 1) alcuni alcaloidi;
- 2) glucosidi (ad esempio quelli cianogenici, “generatori di cianuri”);
- 3) tannini;
- 4) flavonoidi.

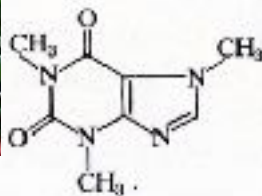
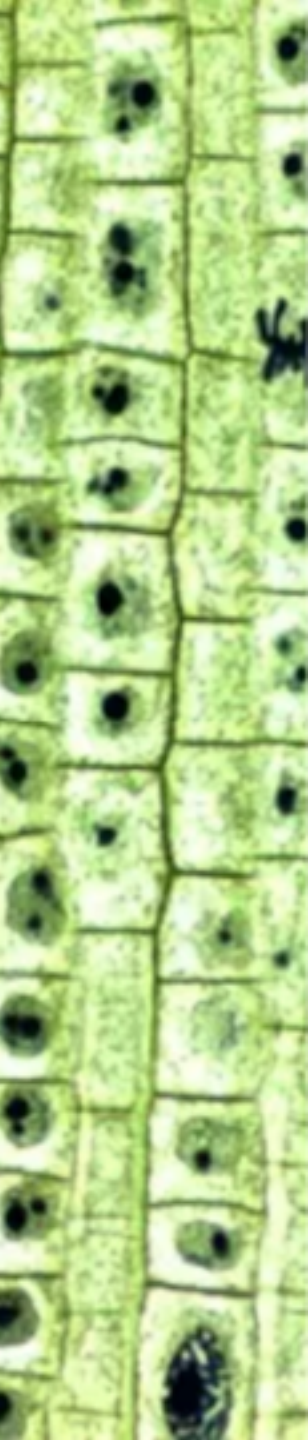
ALCALOIDI:

- descritti come composti a reattività **basica** (= **alcali**),
- contenenti **azoto** (gruppi amminici),
- **farmacologicamente** attivi,
- molto eterogenei e diversificati caratteristici del mondo vegetale.

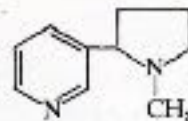


Le piante contenenti **alcaloidi** furono la prima “materia medica” del genere umano, ancora oggi sono usati come farmaci - estremamente potenti, oppure come modelli per ottenere moderni farmaci di sintesi.

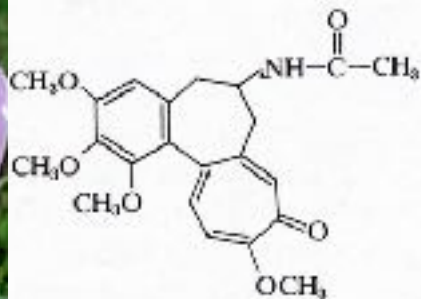




caffeina
(caffè, tè, ecc.)

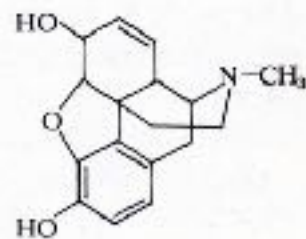


nicotina
(tabacco)

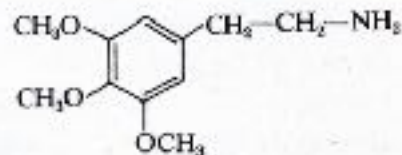


!!!

colchicina
(colchico)



morfina
(papavero da oppio)



mescalina
(alcuni cactus)



Formule di alcuni alcaloidi. Esse vogliono dare un'idea dell'estrema varietà di strutture chimiche che si trova in questa «famiglia» di molecole. Notate la somiglianza della caffeina con le basi puriniche degli acidi nucleici; l'anello esagonale della nicotina richiama invece il NAD.

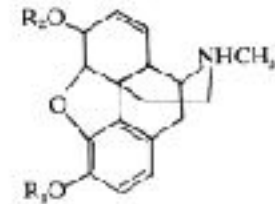
Mescalina: psichedelico contenuto principalmente nel peyote (*Lophophora williamsii*)



Trichocereus pachanoi
/ ***Echinopsis pachanoi***
/ San Pedro / cardòn

- Origine: Bolivia, Ecuador, Perù
- In Italia usato come pianta ornamentale
- La mescalina è una sostanza psichedelica, allucinogena, enteogena, usata in riti tribali nelle culture sciamaniche

Non tutti gli alcaloidi vengono accumulati a livello vacuolare. In alcuni casi questi vengono secreti nel lattice.

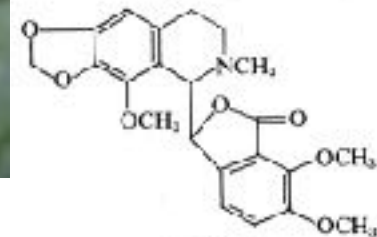


gruppo della morfina

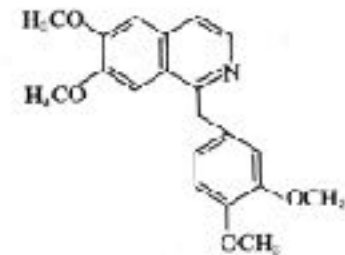
morfina: $R_1=H$, $R_2=H$

codeina: $R_1=CH_3$, $R_2=H$

tebaina: $R_1=CH_3$, $R_2=CH_3$



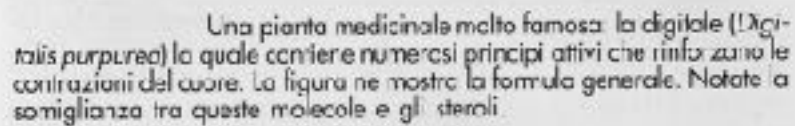
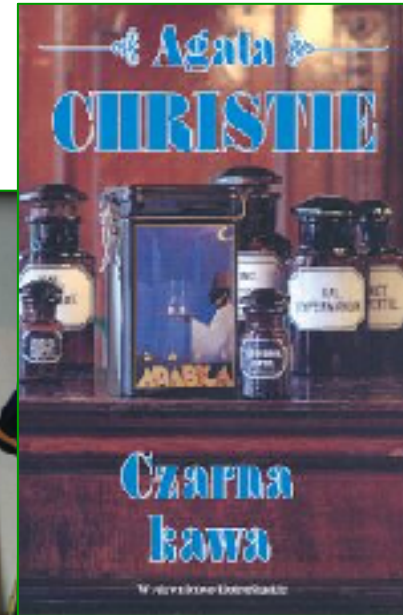
narcotina



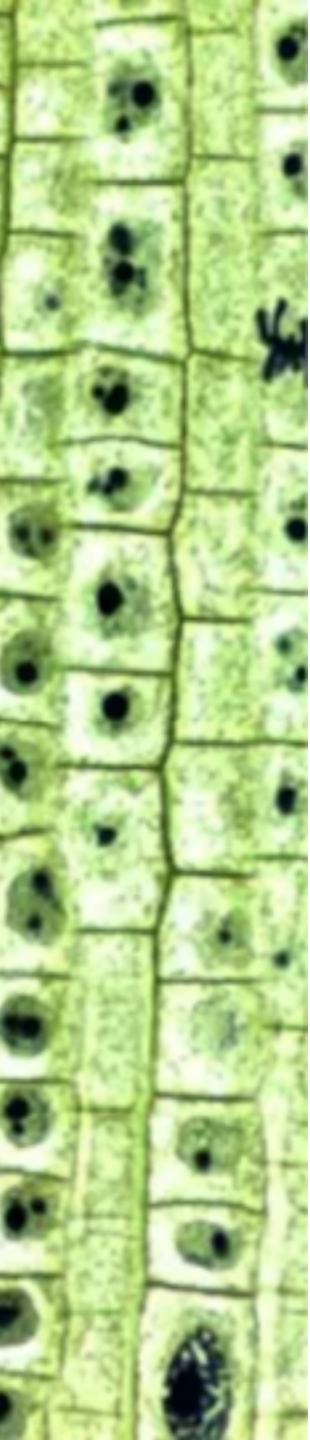
papaverina



Una delle piante medicinali più famose: il papavero sonnifero detto anche papavero da oppio o alcuni suoi principi attivi. I frutti immaturi del papavero (nella foto) contengono un lattice che sgorga spontaneamente da un'incisione: il lattice rappreso costituisce l'oppio. Quest'ultimo contiene una trentina di alcaloidi di cui sono riportate alcune formule. I loro effetti sull'organismo umano sono estremamente diversi (per esempio la morfina agisce essenzialmente sul sistema nervoso centrale mentre la papaverina agisce sulla muscolatura liscia). Oltre agli alcaloidi l'oppio contiene moltissime altre sostanze: acidi organici, resine, cere, proteine, ecc.



Digitalis purpurea



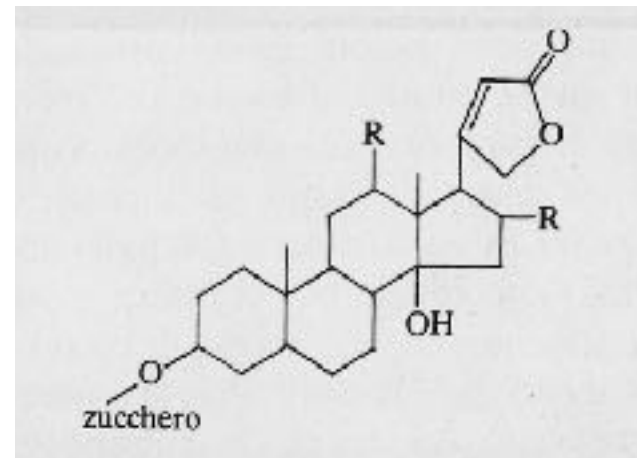
Digitalici:

- sono dei farmaci cardiocinetici con efficacia altissima ed elevata tossicità prolungata nel tempo;
- possiedono due principi attivi principali: **DIGOTOSSINA & DIGITOSSINA**.

DIGITONINA: glicoside digitalico, non ha effetti sul cuore, viene sfruttato per il suo potere tensioattivo.

Digitossina:

- il più assorbito a livello intestinale
- usato nel trattamento dell'insufficienza cardiaca





Gli effetti dei digitalici sono di tipo inotropo positivo (=aumento della forza contrattile del muscolo cardiaco) sulla contrazione, di tipo batmotropo positivo (eccitabilità delle cellule cardiache) sulla formazione dell'impulso, essendo invece negativi sulla conduzione (dromotropo negativi) e sulla frequenza (cronotropo negativi).

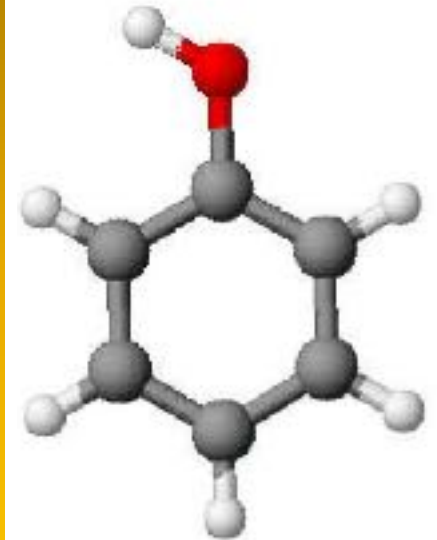
Il meccanismo d'azione è dovuto al legame relativamente stabile tra il nucleo steroideo e una frazione precisa della pompa sodio-potassio (Na^+/K^+ ATPasi) dei cardiomiociti.

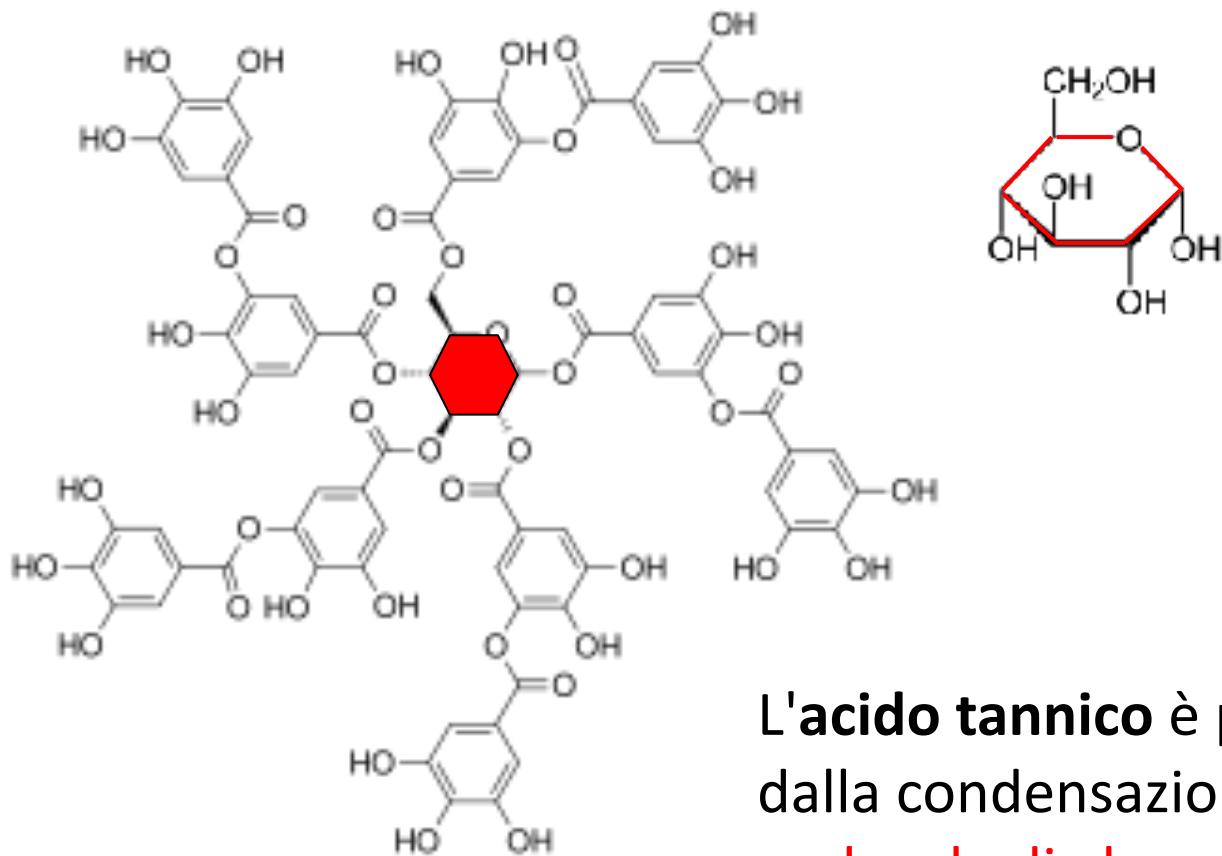
Questo legame determina l'inibizione del 10-30% dell'ATPasi di membrana, determinando un aumento del sodio intracellulare, ma con una conservazione del rapporto Na^+/K^+ .

Vi è in definitiva uno stoccaggio a livello vacuolare di alcaloidi e glucosidi, che comporta una compartimentazione di tali sostanze, potenzialmente dannose per il normale metabolismo cellulare.

TANNINI

- gruppo molto eterogeneo di molecole;
- derivano tutte da una molecola organica semplice = **FENOLO**, progressivamente modificata e condensata
- Capaci di legarsi a composti azotati
- Solubili in H₂O
- Sapore astringente





L'**acido tannico** è prodotto dalla condensazione di **una molecola di glucosio** e cinque molecole di acido digallico.

“Storicamente” utilizzati per la «concia delle pelli»: processo che permette di prevenire la putrefazione della pelle animale per opera di enzimi proteolitici, trasformandola in CUOIO.

Il termine **tannino** è stato introdotto nel 1796 per indicare una sostanza chimica presente negli estratti vegetali ottenuti dalla scorza dei nostri alberi.



Le fonti più ricche di tannini sono le cortecce di alberi dei generi *Quercus*, *Castanea*, *Picea*, *Fagus* e *Robinia*.



I tannini inibiscono l'attività di molti enzimi. Di conseguenza, inibiscono l'attività degli enzimi degli organismi potenzialmente patogeni, come ad esempio batteri e funghi.

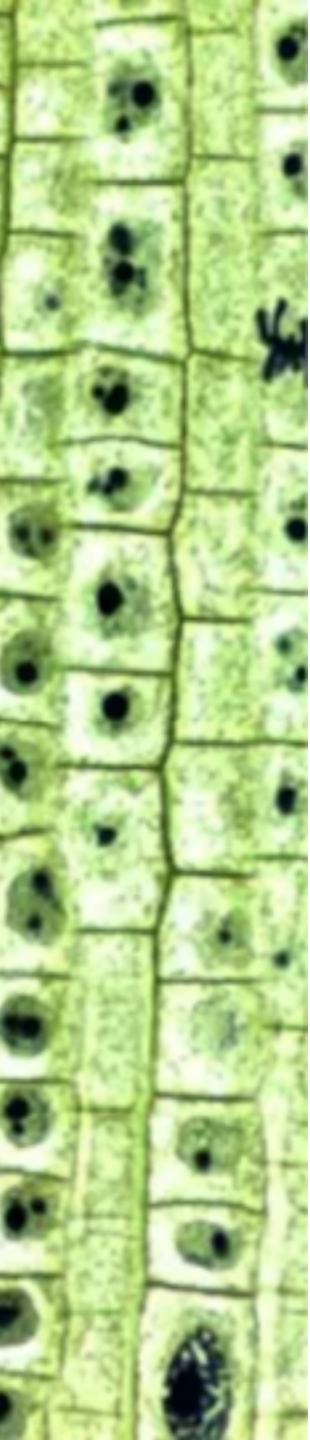
La funzione dei tannini nel legno e nella scorza degli alberi e arbusti quindi è quello di aumentare la capacità di conservazione del materiale rendendolo scarsamente attaccabile da parte di organismi saprofiti, decompositori.

Da qui l'utilizzo dei tappi di sughero, ottenuti dalla scorza di *Quercus suber*, ricca in tannini.

I tannini possono liberarsi e diffondere anche da materiali lignei già stagionati. Erano quindi molto temuti dai pittori, perché potevano macchiare in maniera irreparabile i dipinti su tavola. Questo spiega perché i dipinti della grande produzione italiana del XIV-XVII secolo erano in genere eseguiti su legno di pioppo o cipresso (quasi privi di tannini).

Michelangelo
Buonarroti, Tondo
Doni, Uffizi,
1506-1508. Dipinto su
tavola, diametro: 120
cm.





Infatti, mescolando, in varie proporzioni, un infuso di GALLE, escrescenze ricche di tannini che si sviluppano su alcuni alberi (ad es. querce) in seguito all'ovodeposizione di piccoli insetti, vetriolo verde (solfato ferroso) e gomma arabica (come addensante), si ottiene il **gallato di ferro**, l'inchiostro nero a base acquosa usato per secoli. Penetra profondamente nelle fibre della carta, risultando praticamente indelebile.

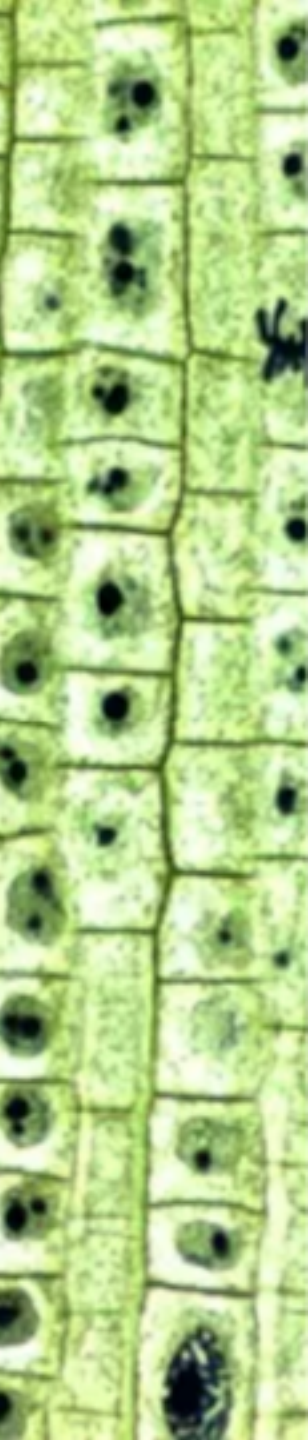




Per la facilità di produzione e il suo costo ridotto il gallato di ferro è stato utilizzato sino all'inizio del XX secolo. La diffusione di questo inchiostro nell'uso comune si ridusse fino a scomparire con l'introduzione di inchiostri di china che non danneggiavano i pennini e poi delle penne a sfera che impiegano un inchiostro grasso simile a quello tipografico.

Le proprietà acide dell'inchiostro ferrogallico possono portare al deterioramento del supporto cartaceo degradando la cellulosa, per cui sono necessarie delicate operazioni di RESTAURO.





Tra le funzioni dei tannini vi è anche la protezione di frutti immaturi

accumulo di tannini → frutto immaturo immangiabile ...
“legano la lingua” («allappano»), per astringenza causata dalla precipitazione di glicoproteine della saliva, in particolare la mucina. Di conseguenza la saliva perde le sue proprietà lubrificanti.

Solo con il processo di maturazione i tannini verranno degradati e sostituiti da zuccheri semplici (come il fruttosio).



WHY ?

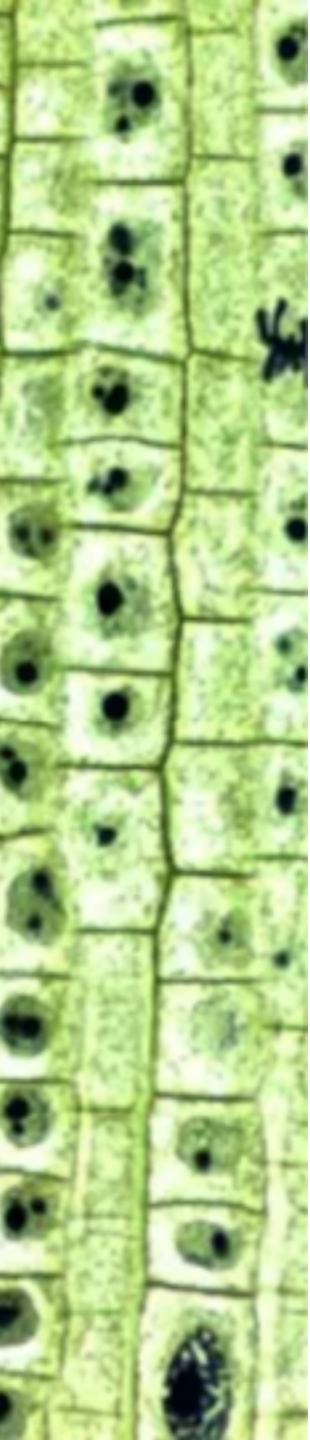




Maturazione dei semi

Il frutto, se mangiato immaturo, rappresenterebbe per la pianta una perdita.

Il frutto viene mangiato maturo, con dispersione dei semi maturi: l'investimento ha avuto successo!



La capacità di legarsi ai composti contenenti azoto (proteine ed alcaloidi) garantisce la qualità astringente di molti vini rossi, che contengono tannini naturalmente o per maturazione su legno («vino barricato», cioè fatto maturare in botte nuova in genere di castagno o quercia, o modificato con aggiunta di tannini in polvere).

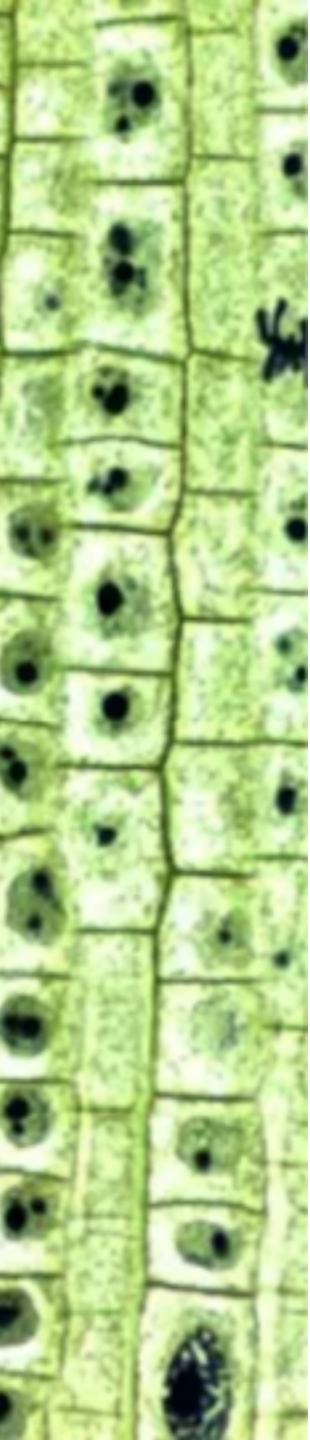




I tannini presenti nell' esocarpo dei frutti possono essere somministrati sia per via topica che orale, e hanno un effetto antibatterico e antifungino.

via orale → effetto antidiarroico; emorragie vaginali ed intestinali

via topica → effetto vasocostrittore; usati per curare alcune forme di dermatite



FLAVONOIDI

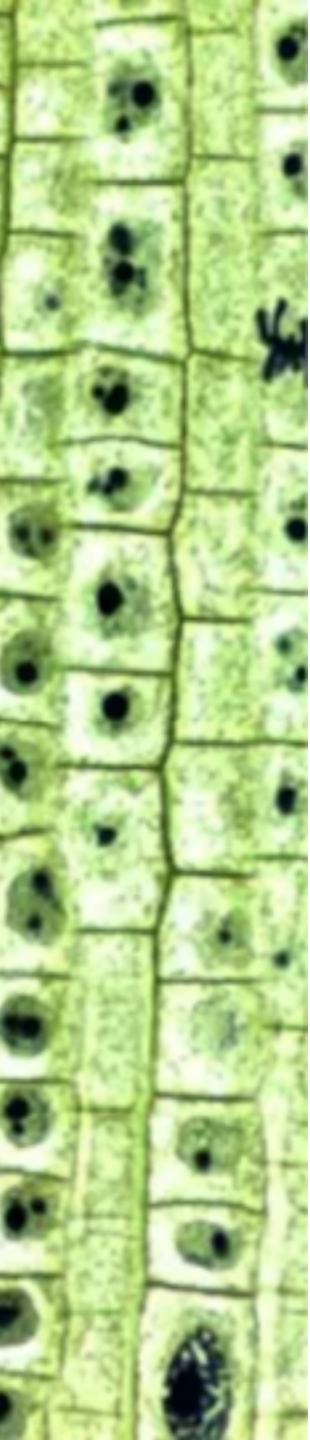
Pigmenti lipofili o idrofili.

Quelli **idrofili** si accumulano nel **vacuolo**, e conferiscono colori anche molto brillanti ai tessuti (es. epidermidi di molti fiori).

Gli **ANTOCIANI**, praticamente ubiquitari tra le piante, hanno colore rosa, rosso, blu o violetto.

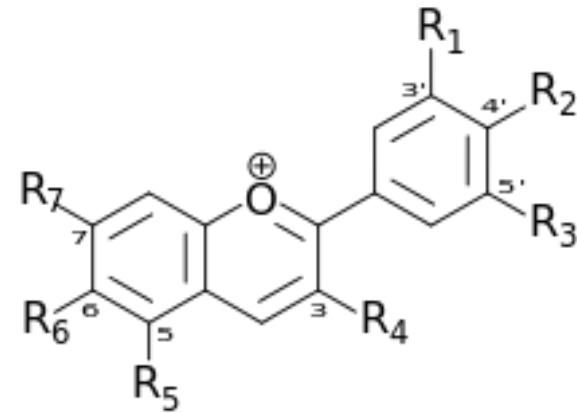
I **BETACIANI** sono meno diffusi, e caratterizzano alcune famiglie di piante (e.g. Chenopodiaceae, barbabietola).





Antociani

- sono presenti esclusivamente in piante superiori, e non si riscontrano in animali, microorganismi o piante acquatiche;
- sono composti poliaromatici poliossidrilati;
- reagiscono con ossidanti quali ossigeno molecolare e radicali liberi, con conseguente riduzione dei danni che queste molecole possono provocare alle cellule e ai tessuti.
- per questa loro attività antiossidante e antiradicalica gli antociani sono impiegati in medicina.



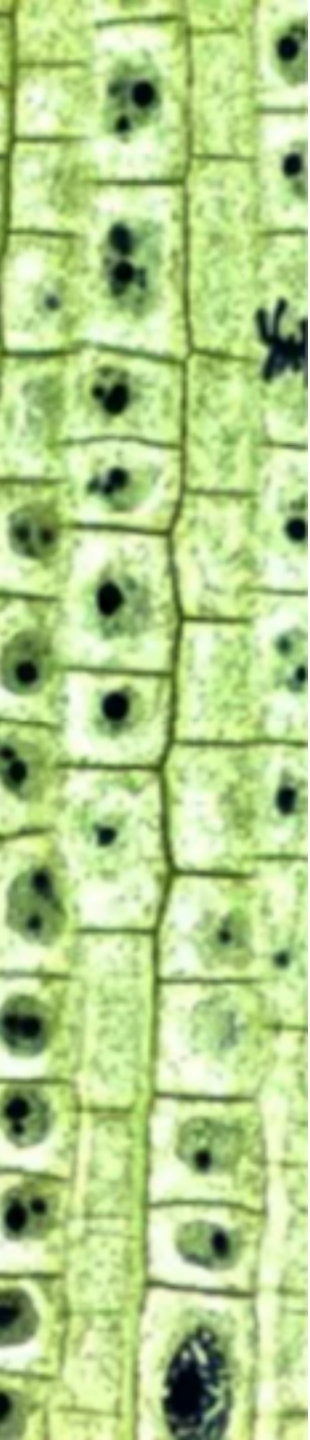
*Il catione **FLAVILIO**,
struttura base degli
antociani.*



**delfinidina, petunidina, cianidina, malvidina, peonidina e pelargonidina
... i nomi derivano dalle piante che ne sono ricche!!!!**

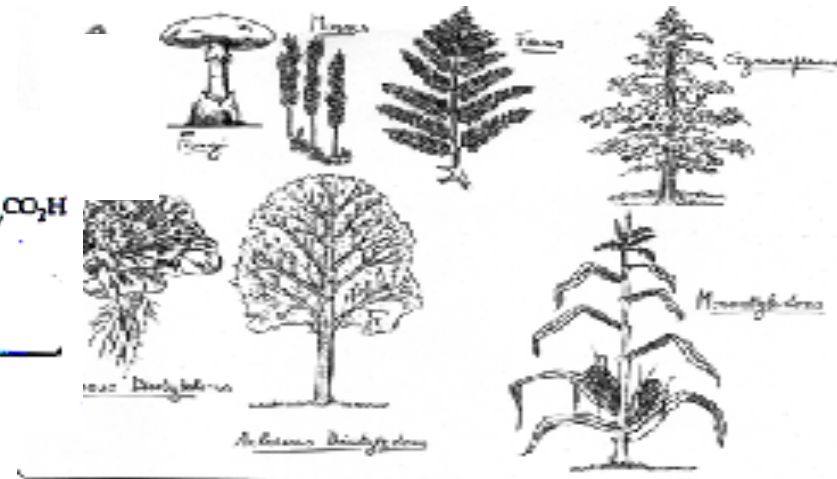
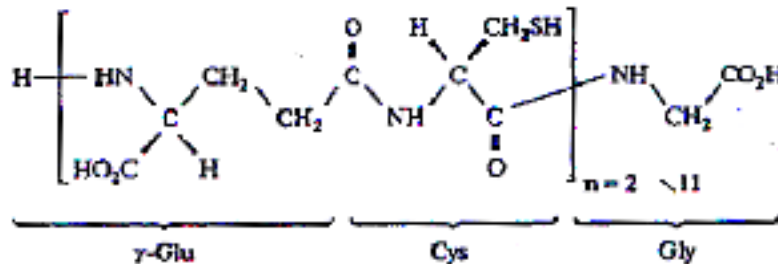
Funzioni dei flavonoidi:

- richiamo verso gli animali,
- protezione: assorbimento efficiente della radiazione ultravioletta, dannosa soprattutto per i giovani tessuti. Il vacuolo pigmentato abbatte una parte della radiazione che colpirebbe il DNA a livello nucleare (“ombrello” molecolare).



FITOCHELATINE

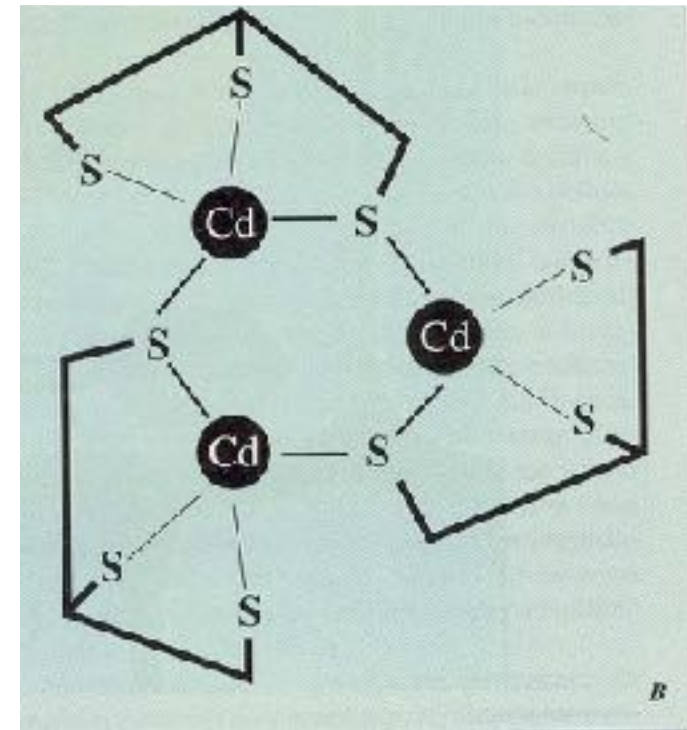
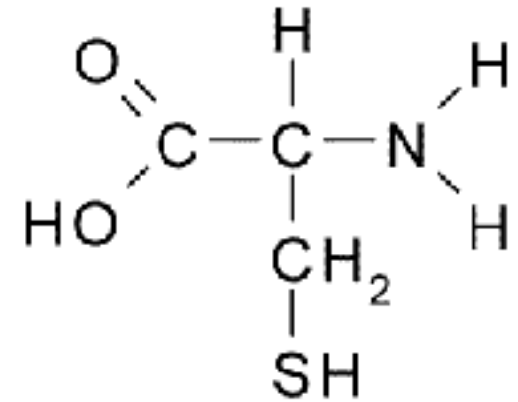
- sostanze detossificanti, **polipeptidi** ed oligopeptidi che complessano metalli pesanti.
- peptidi ricchi in **cisteina, glicina e acido glutammico** (g-glutamil-cisteinil)_n-glicina, con n = 2-11 (spesso 2-5)
- presenti in alghe, muschi, pteridofite, angiosperme, funghi (licheni)



Gli effetti vennero scoperti nel 1973 da Paolo Pelosi e collaboratori dell'Università di Pisa osservando un aumento degli aminoacidi acido glutammico, cisteina e glicina in piante di tabacco esposte a concentrazioni elevate di mercurio metallico.

Fitochelatine

- La loro sintesi è indotta dalla presenza di diversi metalli e metalloidi (Cd, Pb, As, V, Cu, Zn)
- Sono prodotte a livello citoplasmatico
- Si legano agli ioni metallici in eccesso (dannosi), grazie ai **gruppi sulfidrilici** (-SH) della cisteina per chelazione.
- Sono traslocate a livello vacuolare, dove si accumulano, detossificando il citoplasma, ovvero prevenendo interazioni tra metalli pesanti e componenti molecolari cellulari.





**Vacuolo + parete cellulare +
membrana cellulare
sono la causa del TURGORE
cellulare, che garantisce la
crescita e mantenimento della
forma degli organi in struttura
primaria di una pianta**

TURGORE cellulare

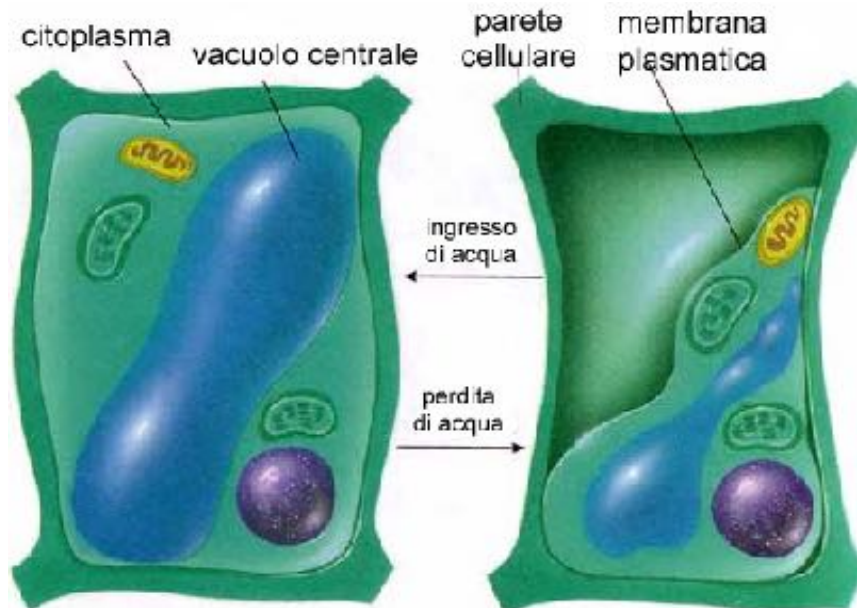
cellula turgida



perdita di tono



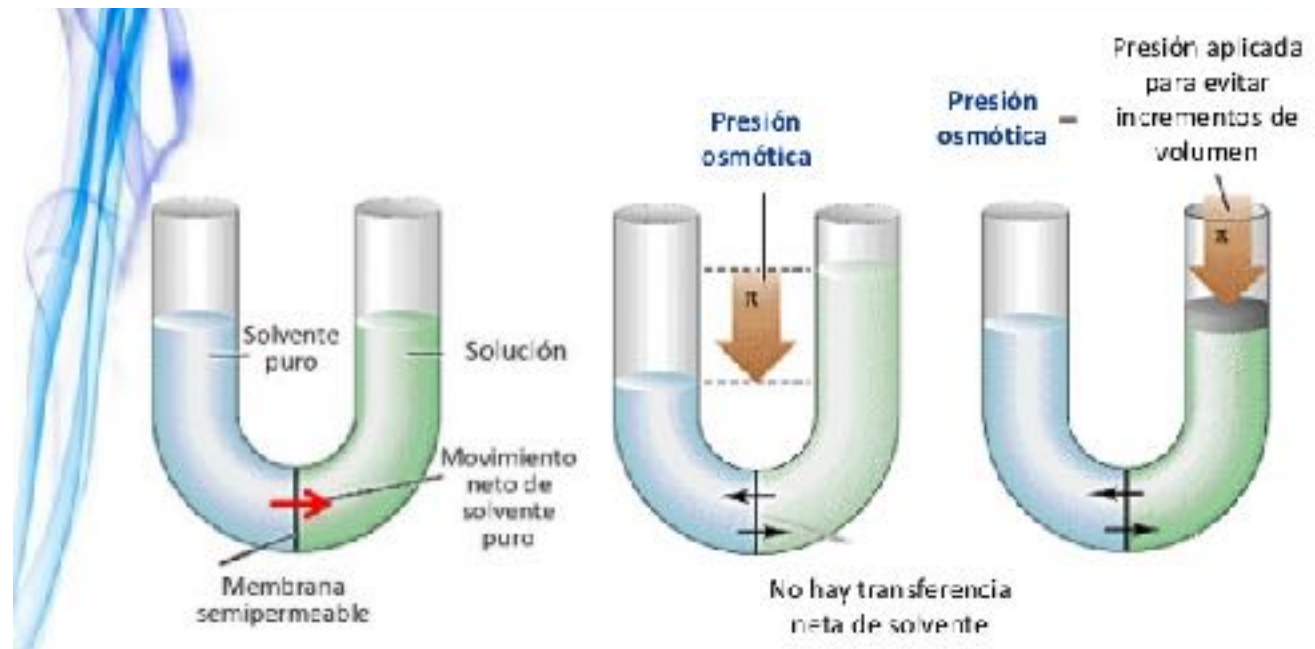
riduzione
potenziale
osmotico

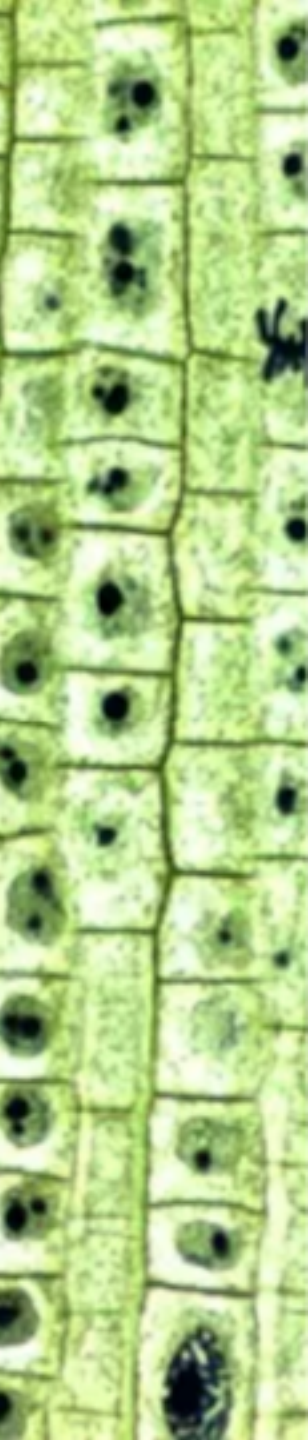




Il turgore cellulare è una tipica situazione di equilibrio che dura indefinitamente per tutta la vita della cellula. Perché questo equilibrio cambi, deve cambiare la concentrazione esterna di soluti, oppure nella cellula possono variare:

- 1) le proprietà meccaniche della parete;
- 2) la concentrazione di soluti nel vacuolo;
- 3) la permeabilità ai soluti delle membrane.



A vertical strip on the left side of the slide shows a microscopic view of plant cells. The cells are rectangular and arranged in a column. Some cells have large, dark, central vacuoles, while others appear shrunken, illustrating the effects of osmosis.
$$\pi = nRT$$

π = **pressione osmotica**

n = numero moli di soluto per litro di soluzione (in realtà sarebbe per kg di soluzione, cioè **molalità**, ma per soluzioni diluite ciò è poco influente)

R = costante dei gas

T = temperatura assoluta.

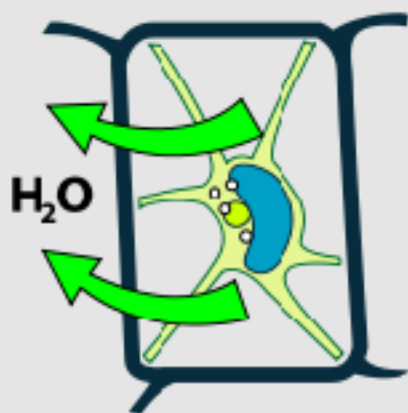
La **pressione osmotica vacuolare** è determinata *in primis* dall'**accumulo di cationi** (K^+ per la maggior parte delle piante; Na^+ per quelle alofile su suoli salini, ricchi di $NaCl$), ovvero di cariche positive vengono parzialmente compensate da ioni Cl^- o ioni di acidi organici (es. malato).

La pressione osmotica (π) dipende dal numero di molecole (non dal tipo o dalla grandezza della singola molecola!!);

Modificare in tempi rapidi la pressione osmotica di un sistema biologico è quindi possibile per formazione di un polimero, sua idrolisi o dissociazione.

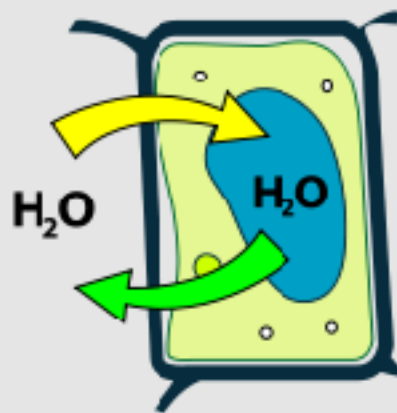


Hypertonic



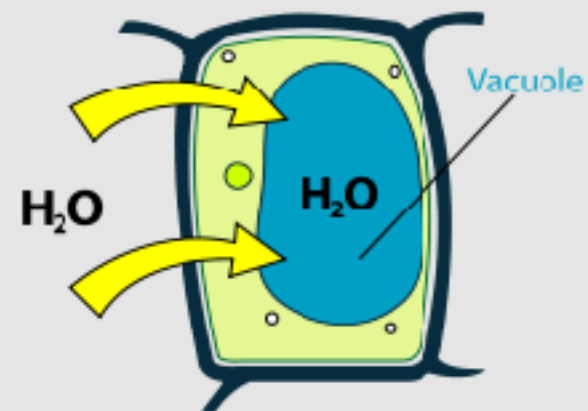
Plasmolyzed

Isotonic

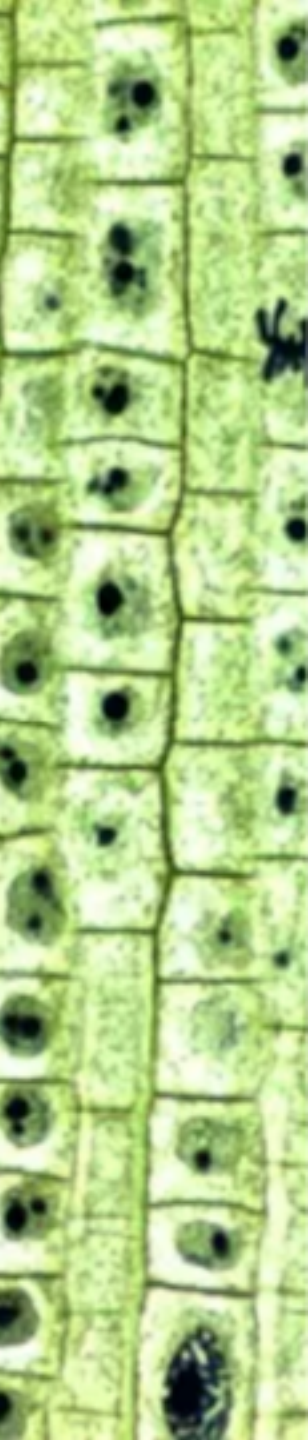


Flaccid

Hypotonic



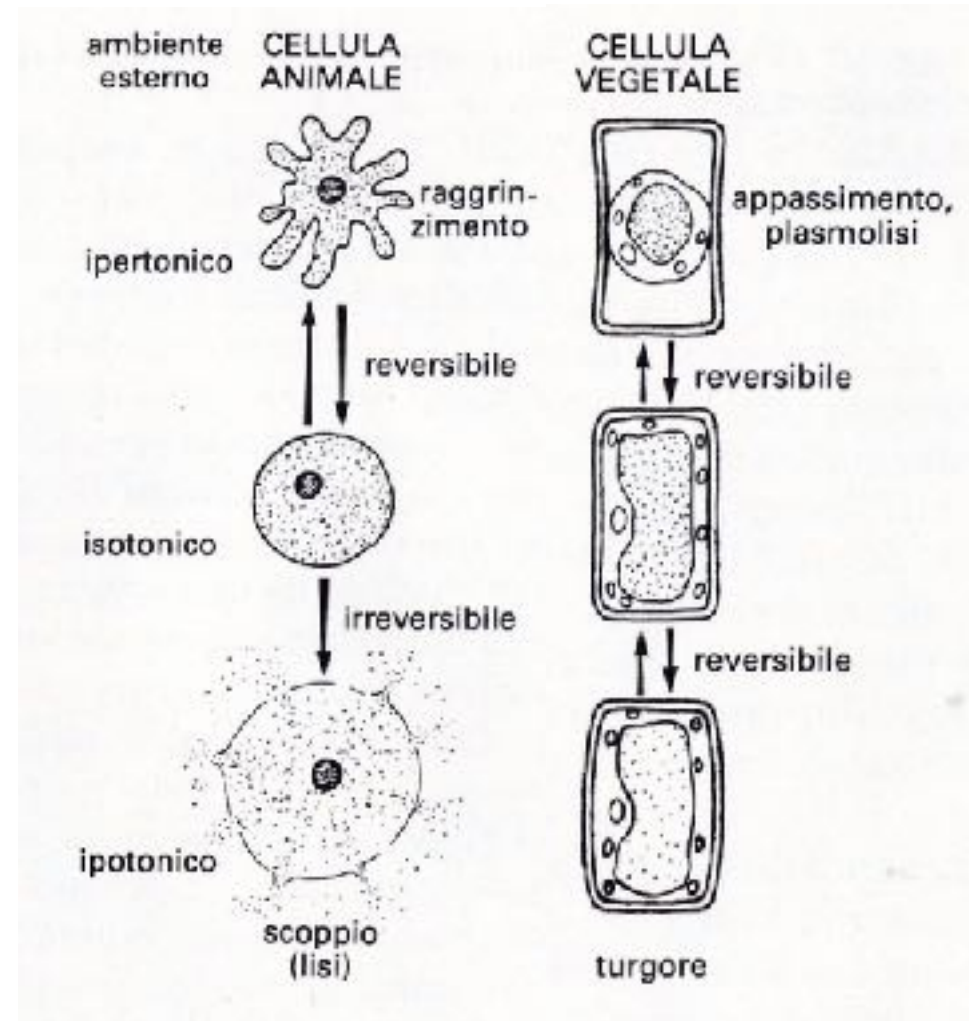
Turgid

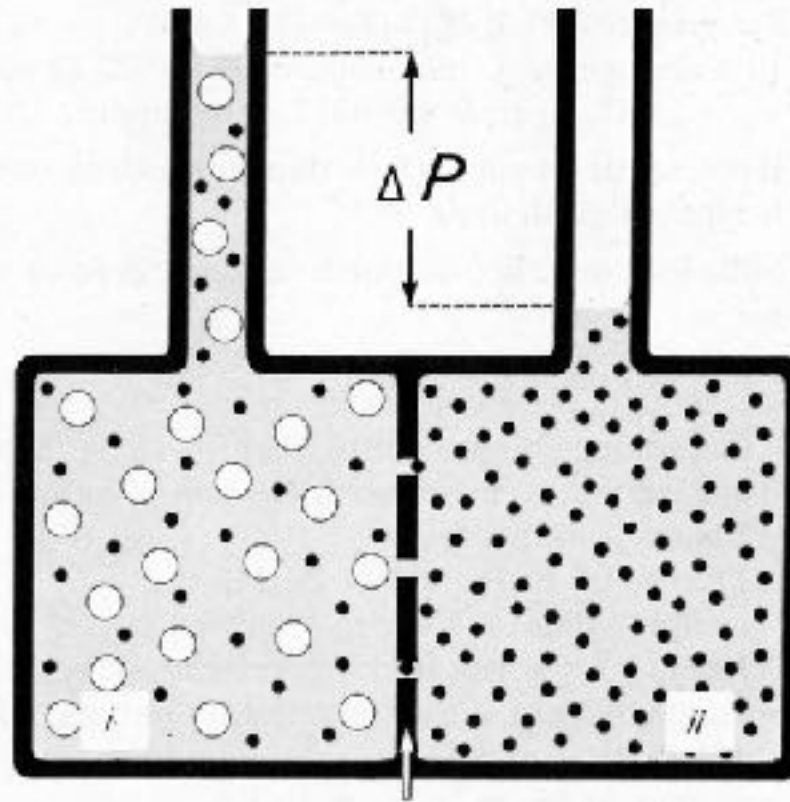


Concentrazione di soluti all'esterno $>$ Concentrazione di soluti all'interno della cellula

Concentrazione di soluti è $=$ nei due distretti

Concentrazione di soluti all'esterno $<$ Concentrazione di soluti all'interno della cellula





Membrana semipermeabile

○ Molecole di S ● Molecole di H_2O

$$\Delta \pi = \pi_i - \pi_{ii}; \text{ dove } \pi_{ii} = 0$$

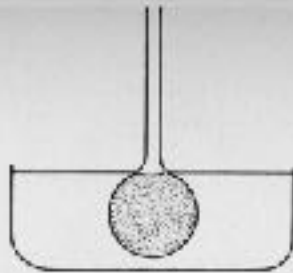
$$\Delta P = P_i - P_{ii}$$

$$\Delta \Psi = \Delta P - \sigma \Delta \pi$$

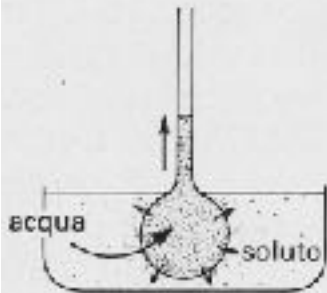
La **pressione osmotica** (π) viene ad essere compensata dalla pressione idrostatica che viene raggiunta all'equilibrio e che si oppone all'ingresso di nuove molecole di solvente.

Quanto maggiore è il valore della pressione osmotica, tanto maggiore è la capacità della soluzione concentrata di richiamare acqua attraverso un setto semipermeabile.

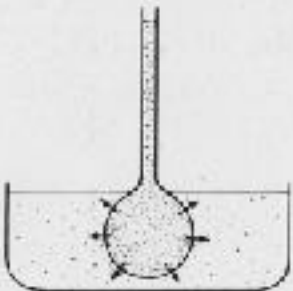
Una membrana semipermeabile efficiente al 100% non esiste nei sistemi biologici.



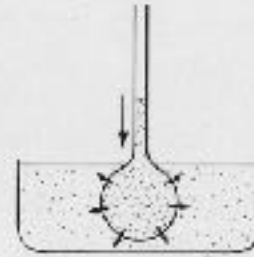
1 - Situazione iniziale: sacchetto dell'osmometro riempito con la soluzione.



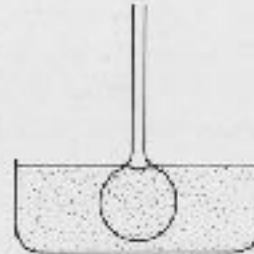
2 - L'entrata dell'acqua per osmosi è molto più veloce dell'uscita del soluto per diffusione. La soluzione sale nel tubo dell'osmometro.



3 - Situazione di equilibrio provvisorio: la soluzione ha raggiunto l'altezza massima nel tubo (minore rispetto a quella di un osmometro perfetto a causa della perdita di soluti). Il soluto continua ad uscire lentamente dal sacchetto.

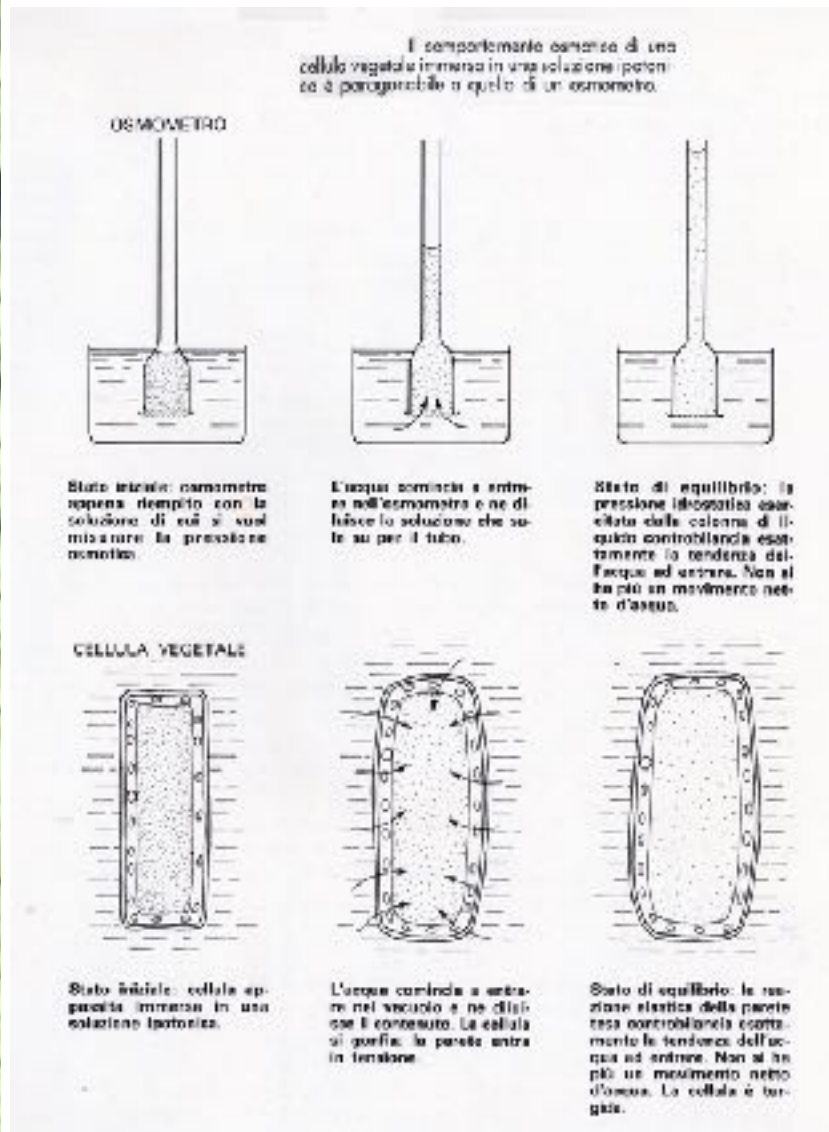
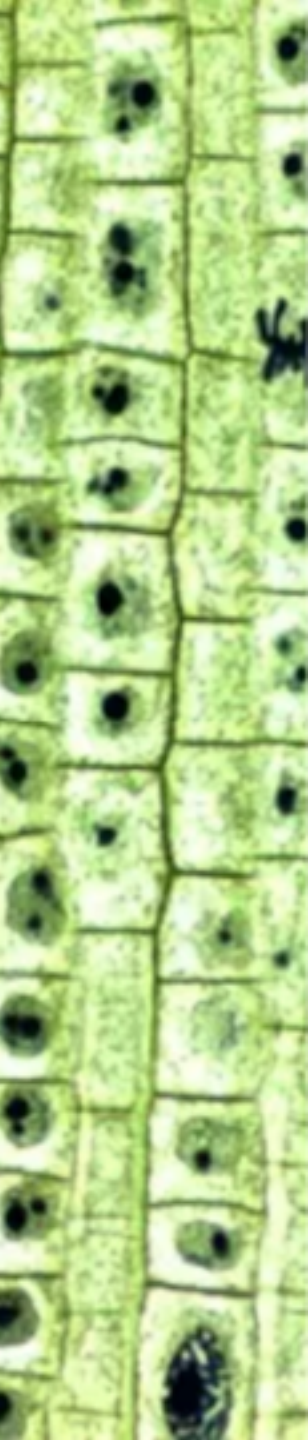


4 - Il soluto continua ad uscire: la soluzione scende nel tubo perché la differenza di concentrazione tra sacchetto e bacinella si fa sempre più piccola.



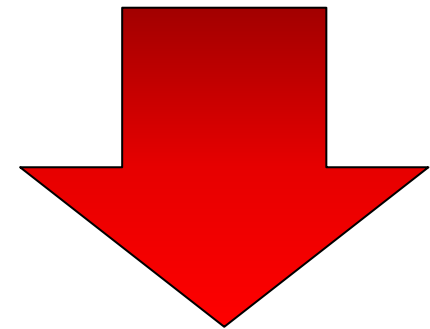
5 - Situazione finale. La concentrazione del soluto è diventata uguale nel sacchetto e nella bacinella (equilibrio di diffusione). Il livello della soluzione è uguale nei due compartimenti. Questa condizione è perfettamente stabile.

Ecco come si comporta un «osmometro imperfetto» la cui membrana può essere attraversata dalle molecole del soluto, seppure molto più lentamente che da quelle dell'acqua. La soluzione non ridiscenderebbe nel tubo (fase 4) se le molecole di soluto uscite dal sacchetto venissero continuamente ripompe dentro con spesa di energia. Se questo si verificasse l'osmometro sarebbe paragonabile a una cellula vivente.



!!! la concentrazione di

molecole all'interno dell'insieme delle membrane biologiche è il risultato di un LAVORO, che causa quindi un **potenziale idrico** (= tendenza dell'acqua di lasciare una determinata posizione a favore di un'altra)



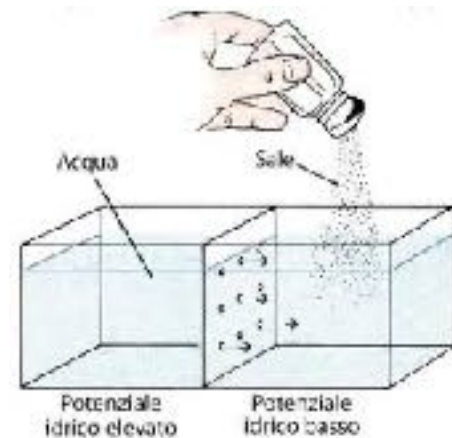
Forza motrice per il movimento dell' H_2O nella pianta

POTENZIALE IDRICO (Ψ)

Potenziale idrico = lavoro necessario a spostare 1 mole di H_2O da un punto in cui è pura verso la soluzione reale in esame.

L'acqua si muove fra due punti del sistema se tra di loro c'è una **differenza (Δ) di potenziale idrico (ψ)**.

Convenzione: potenziale idrico dell'acqua pura sottoposta alla pressione di 1 atmosfera (e T ambiente) = 0.





Potenziale osmotico o potenziale dei soluti “ Ψ_s ”

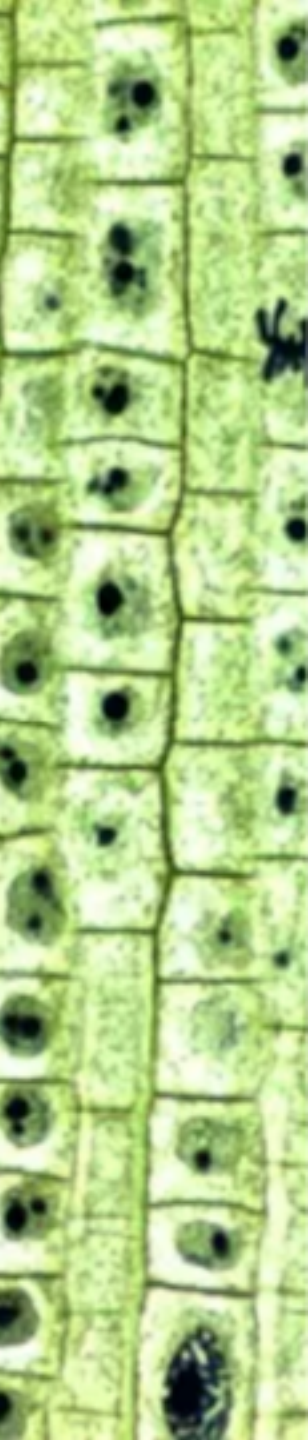
rappresenta l'effetto sul Ψ_{aq} dovuto alla presenza di soluti disciolti.

Il potenziale osmotico **Ψ_s** di una soluzione è **sempre negativo** (zero nell' H_2O pura) per la presenza aggiunta di particelle di soluto, che:

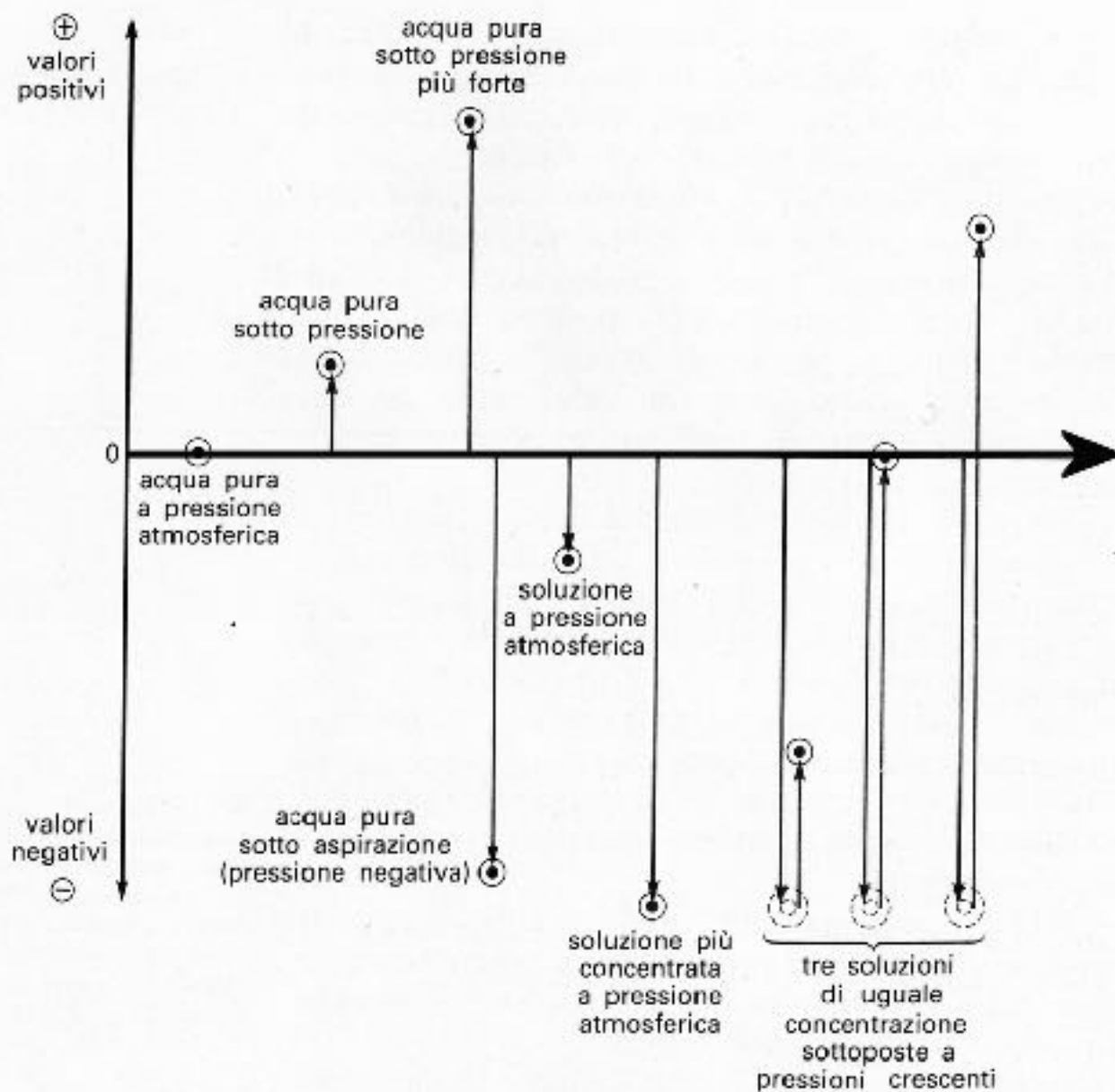
- Diminuisce la frazione di H_2O
- Aumenta l'entropia del sistema
- Diminuisce la sua energia libera e quindi la sua capacità di compiere lavoro

L'acqua tende sempre ad andare dai punti a potenziale idrico maggiore a quelli a potenziale idrico minore (più negativi = soluzioni più concentrate)

L'acqua praticamente “fugge” da zone a pressione maggiore, o da soluzioni più diluite verso quelle più concentrate.



I valori che può assumere il potenziale d'acqua.





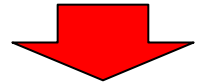
Il potenziale idrico di una cellula vegetale è determinato essenzialmente da:

- 1) la concentrazione di soluti nel vacuolo;
 - 2) le proprietà meccaniche della parete, in particolare la sua elasticità.
- La presenza di soluti nel vacuolo abbassa il suo potenziale idrico
 - La pressione di turgore della parete (pressione meccanica!) al contrario conferisce all'acqua contenuta nella cellula un potenziale positivo.

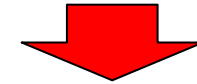
$$\psi_{\text{idrico cellula}} = \psi_{\text{osm.}} + \psi_{\text{parete}} (+ \psi_{\text{matriciale}})$$

Il potenziale matriciale è una terza componente importante però in solo determinate fasi della vita di una pianta (germinazione in particolare).

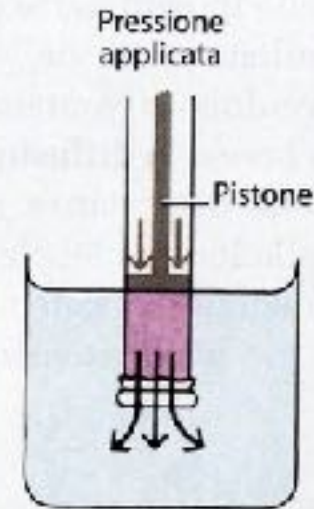
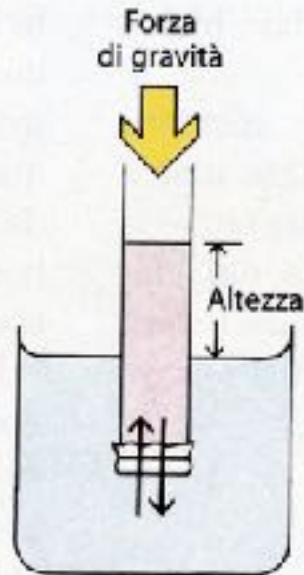
Pressione osmotica $\leftarrow \rightarrow$ potenziale osmotico (ψ_s)



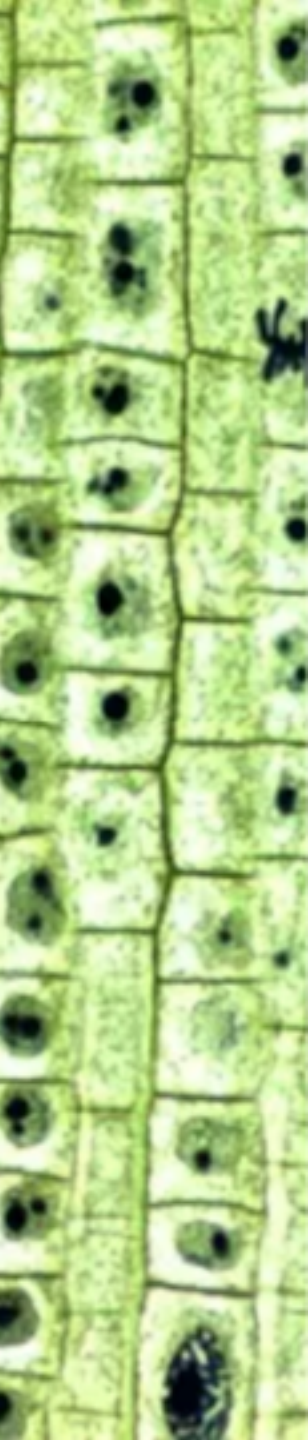
pressione idrostatica che si oppone all'ingresso di nuove molecole di solvente, **positiva**



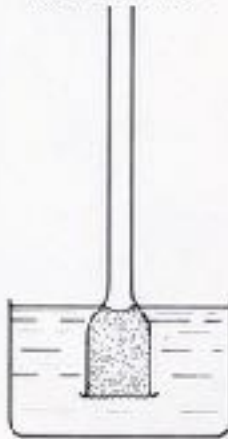
tendenza del solvente ad entrare per effetto dei soluti, **negativo**



La pressione che deve essere applicata al pistone per spingere la colonna di soluzione nuovamente in basso fino al livello dell'acqua nel becher rappresenta una misura quantitativa del potenziale osmotico della soluzione – cioè, della tendenza dell'acqua a diffondere attraverso la membrana nella soluzione.

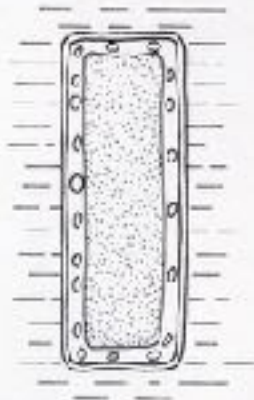


OSMOMETRO



Stato iniziale: osmometro appena riempito con la soluzione di cui si vuol misurare la pressione osmotica.

CELLULA VEGETALE



Stato iniziale: cellula appassita immersa in una soluzione ipotonica.

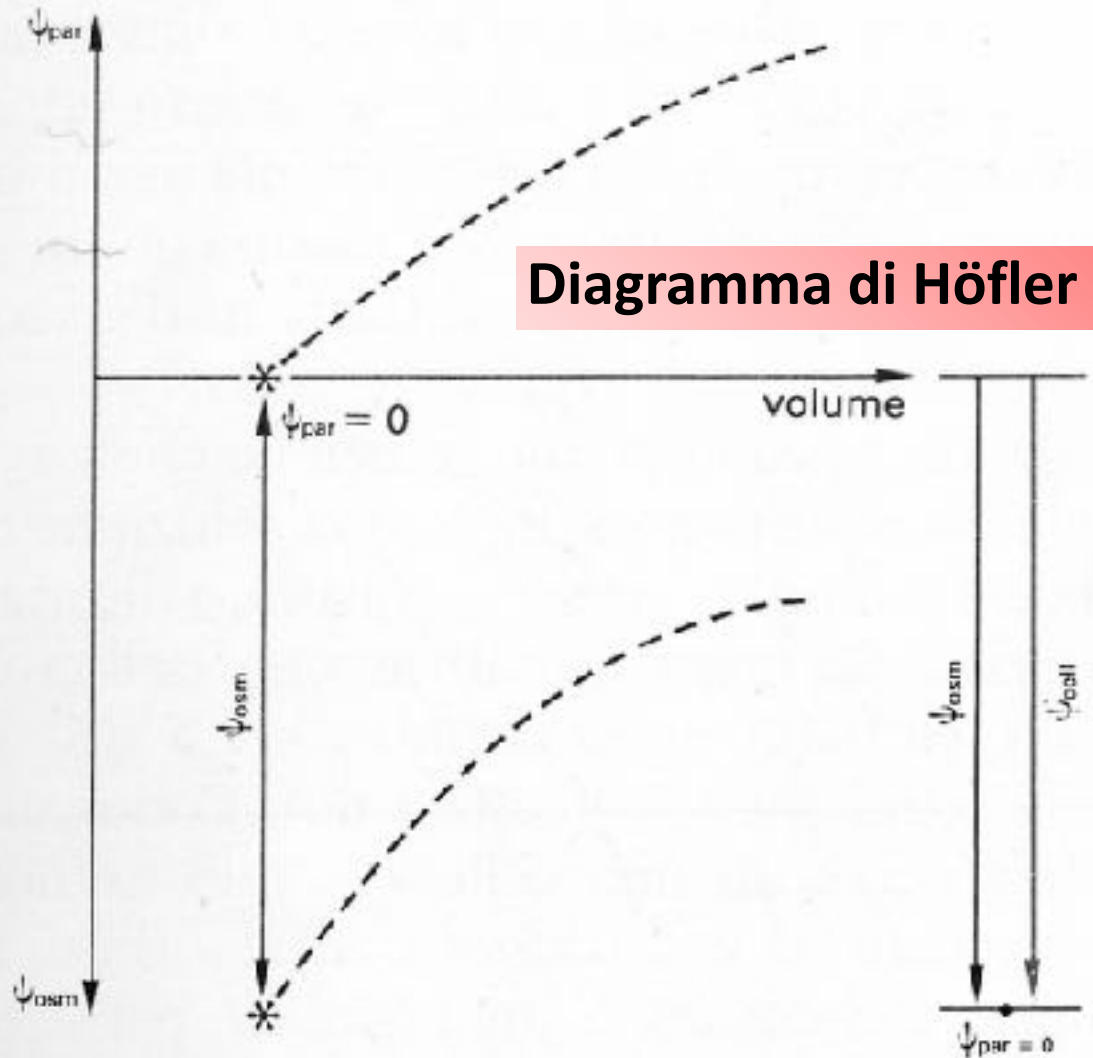


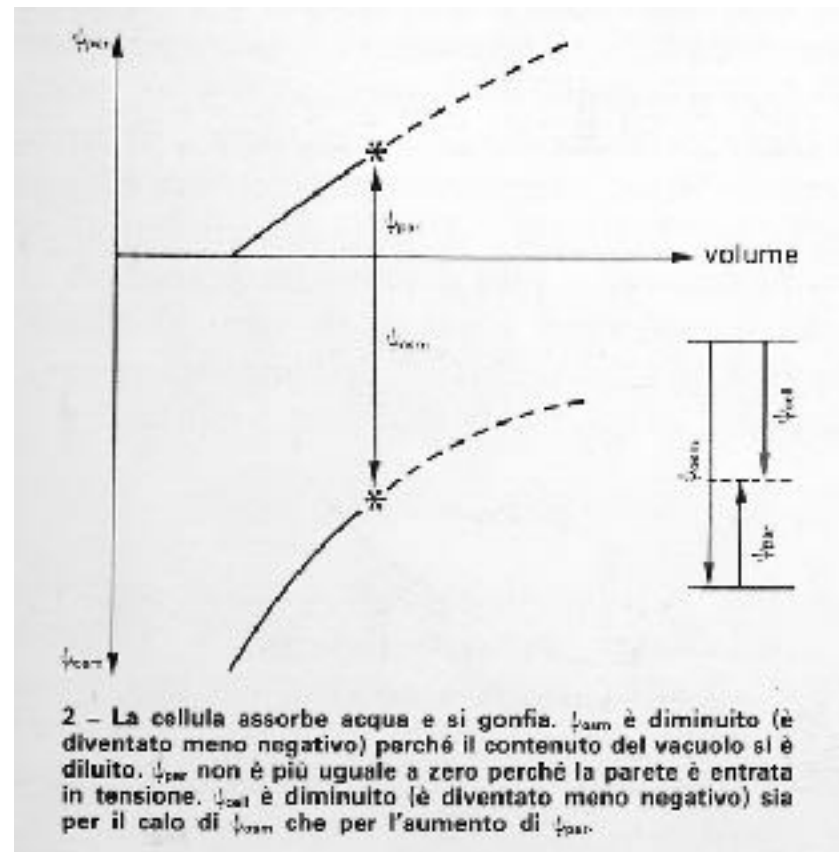
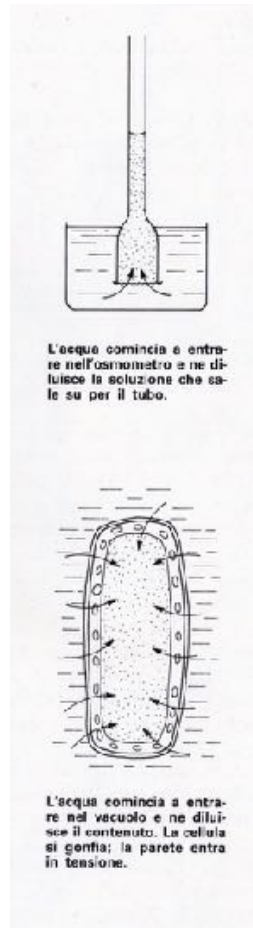
Diagramma di Höfler

1 - Partiamo da una cellula appassita immersa in una soluzione ipotonica. $\psi_{par} = 0$ perché la parete è afflosciata; ψ_{osm} ha il valore massimo perché il vacuolo contiene il minimo d'acqua e quindi la massima concentrazione di soluti. ψ_{cell} ha il valore massimo e coincide con ψ_{osm} .

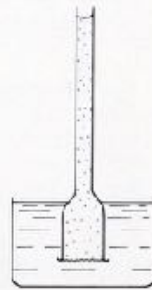
Mano a mano che perdura il flusso di acqua dalla soluzione extracellulare ipotonica:

1) i soluti vacuolari si diluiscono $\rightarrow$ il potenziale osmotico diventa meno negativo;

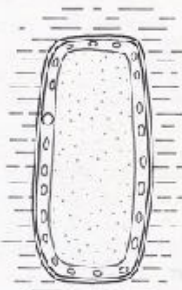
2) la parete comincia ad entrare in tensione $\rightarrow$ il potenziale di parete acquista valori sempre più positivi.



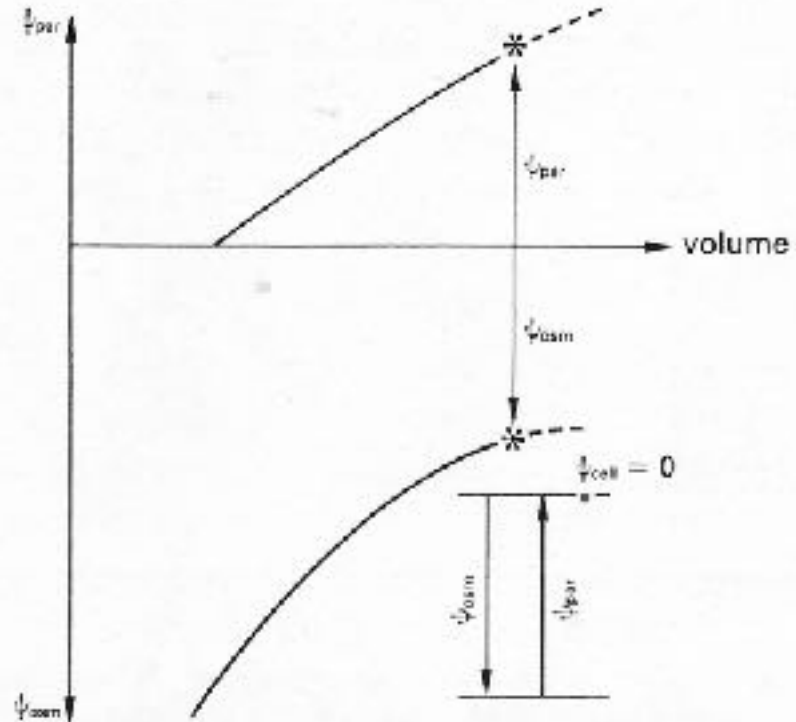
La cellula raggiunge la condizione di massima **turgidità** (→ **massimo volume cellulare**) quando il **potenziale idrico della cellula diventa zero** → equivalenza dei due potenziali



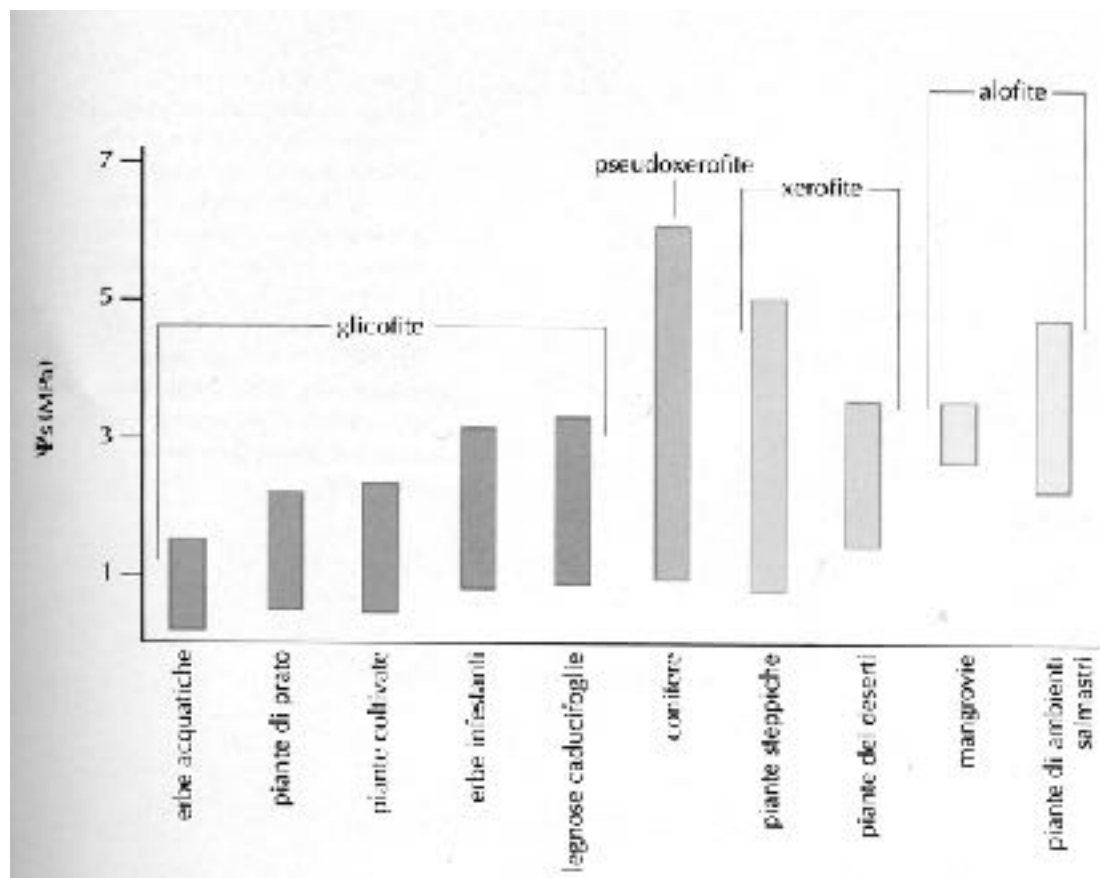
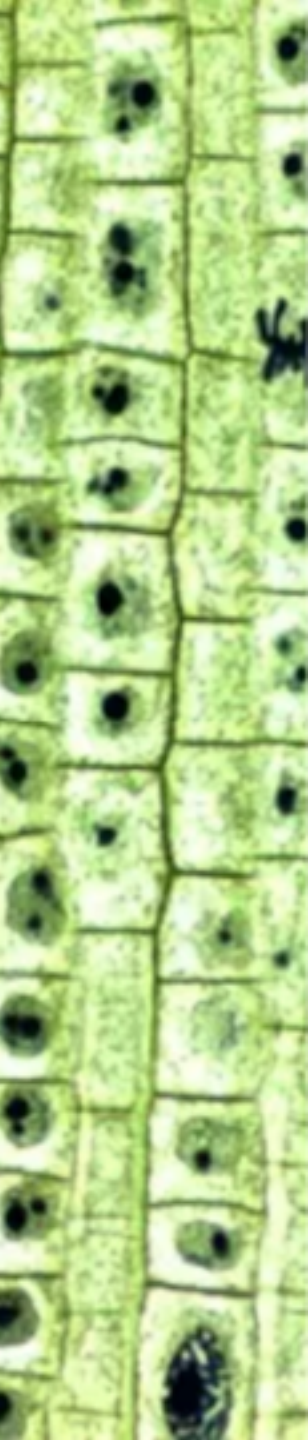
Stato di equilibrio: la pressione idrostatica esercitata dalla colonna di liquido controbilancia esattamente la tendenza dell'acqua ad entrare. Non si ha più un movimento netto d'acqua.



Stato di equilibrio: la reazione elastica della parete tesa controbilancia esattamente la tendenza dell'acqua ad entrare. Non si ha più un movimento netto d'acqua. La cellula è turgida.

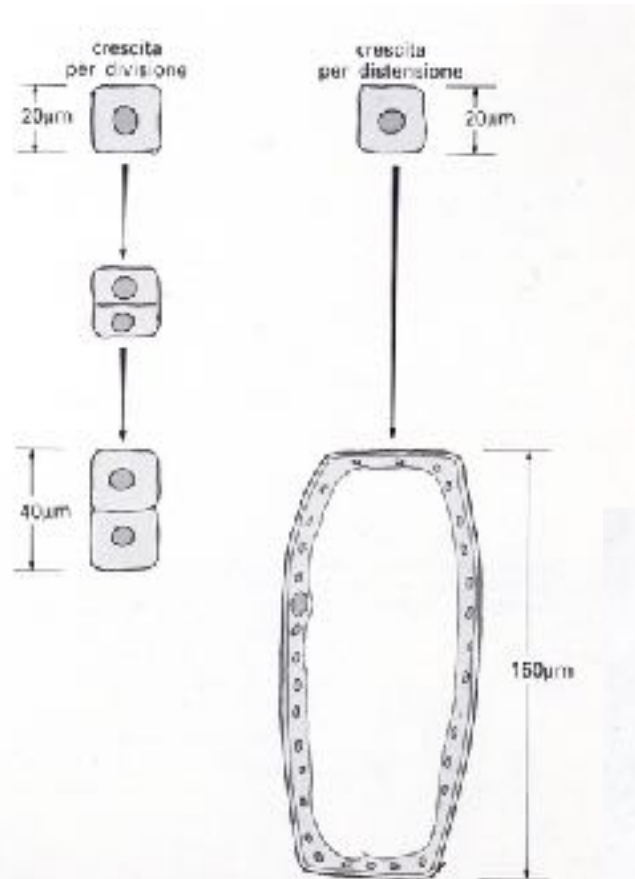


3 - La cellula ha ancora assorbito acqua: ψ_{par} è salito mentre ψ_{osm} è diminuito (è diventato ancor meno negativo). Ora i valori di ψ_{osm} e ψ_{par} sono uguali e opposti: di conseguenza $\psi_{cell} = 0$. La cellula è turgida e non può più assorbire altra acqua.



I valori di potenziale osmotico dei soluti (Ψ_s) delle cellule vegetali cambiano da pianta a pianta e per la stessa pianta variano in funzione dell'ambiente esterno. La figura mostra i valori minimi e massimi di Ψ_s registrati in piante di diversi gruppi ecologici.

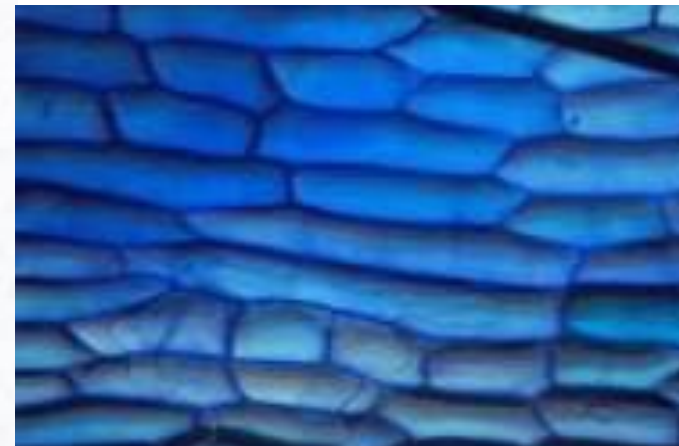
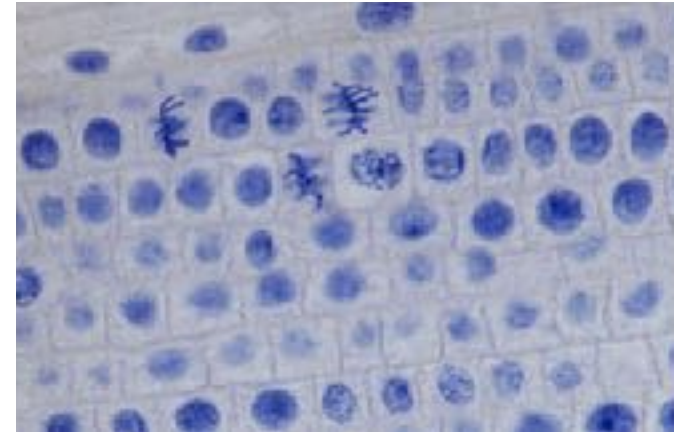
Il turgore cellulare ha un ruolo essenziale per la **distensione della parete primaria**, e quindi per l'accrescimento delle dimensioni cellulari.

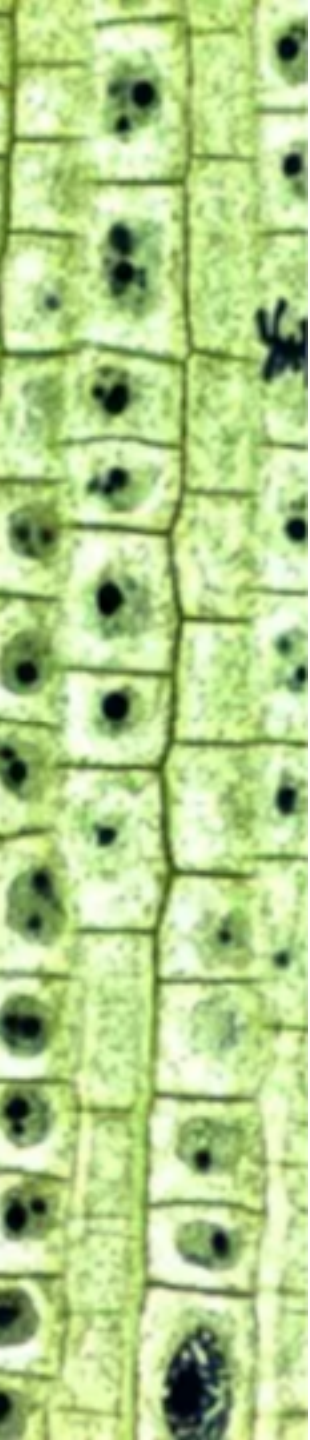


Lamella mediana

lamella mediana + parete primaria

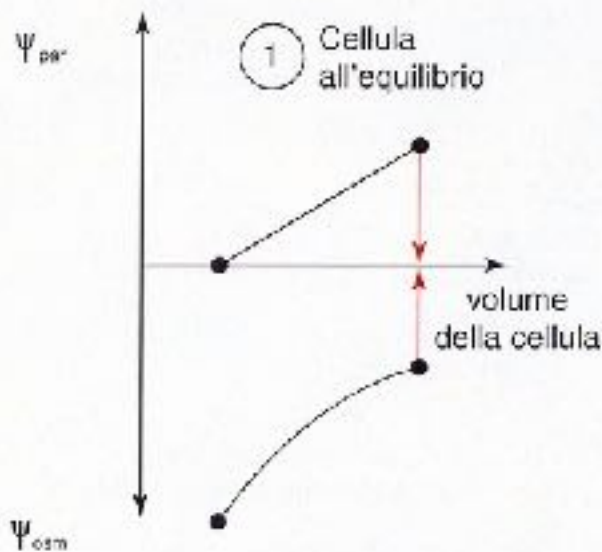
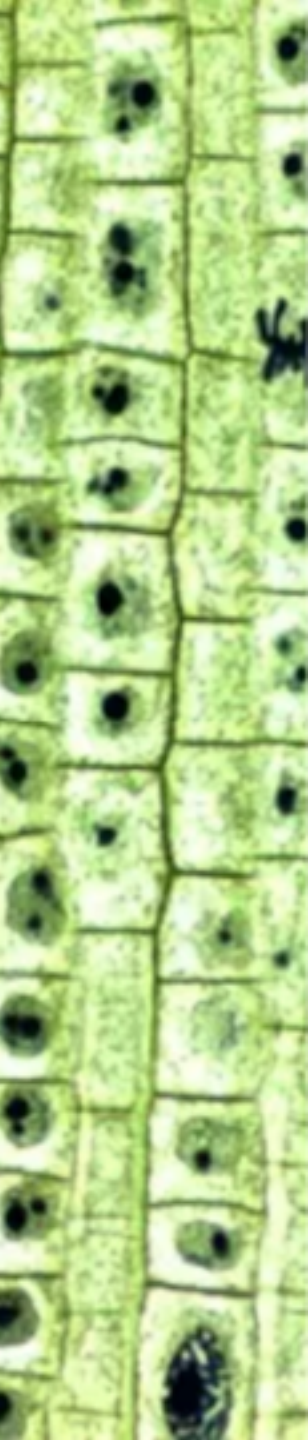
L'accrescimento cellulare per distensione è più forte di quello per divisione, almeno per quanto riguarda le dimensioni della cellula



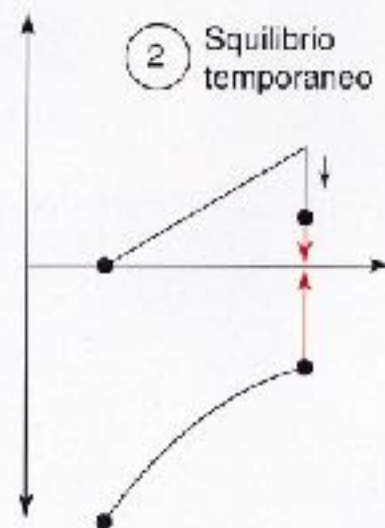


La **distensione della parete primaria** prevede :

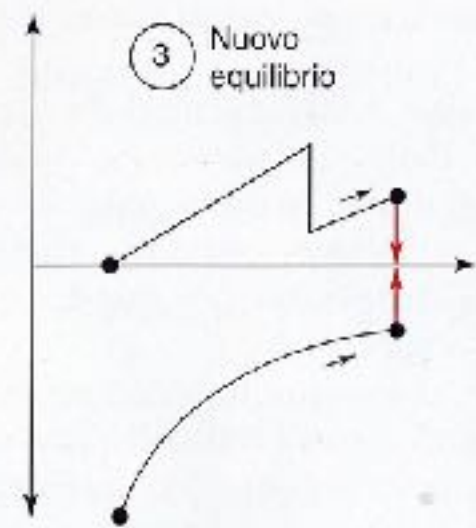
- 1) un cambiamento del potenziale idrico della cellula in accrescimento verso valori più negativi per accumulo di soluti nel succo vacuolare, con conseguente richiamo di acqua;
- 2) un cambiamento delle caratteristiche della parete primaria (in attiva formazione!), che in questa fase è **plastica**, cioè deformabile.



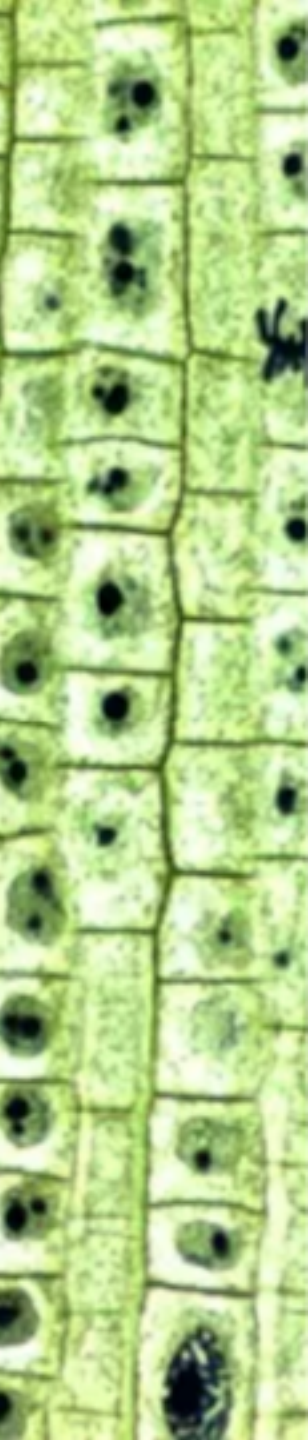
Ψ_{osm} e Ψ_{par} sono uguali e opposti.



La parete viene allentata: di conseguenza diminuisce Ψ_{par} mentre Ψ_{osm} resta invariato



Come conseguenza dell'allentamento della parete entra acqua nella cellula. Ψ_{osm} diventa meno negativo e Ψ_{par} più positivo. I due valori sono di nuovo uguali e opposti.

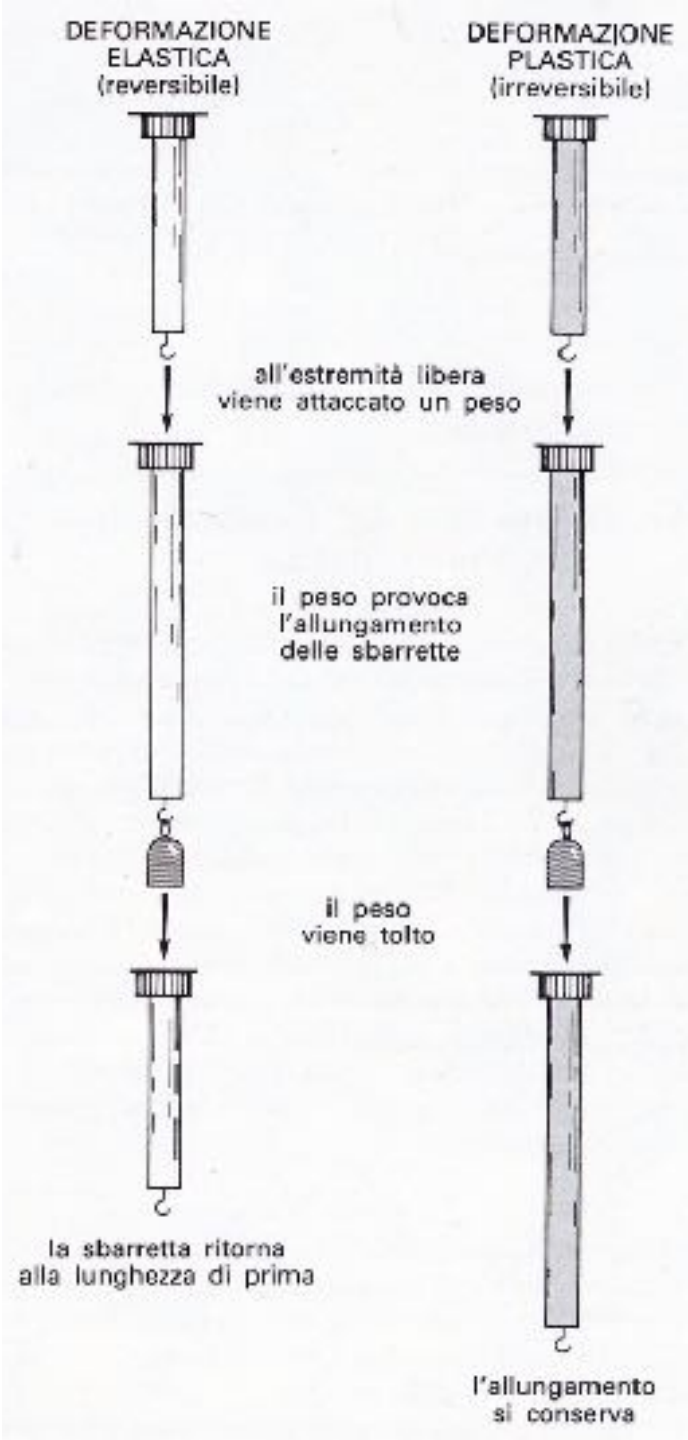


Cambiamento delle caratteristiche della parete primaria:

➤ **deformazione elastica**, turgore-appassimento, **reversibile**

➤ **deformazione plastica**, crescita cellulare (= accrescimento per distensione), **irreversibile**

Le trasformazioni nelle proprietà della parete primaria sono dovute alla estrusione di protoni dalla cellula verso l'esterno, con conseguente acidificazione del mezzo. Questo causa la cosiddetta **CRESCITA ACIDA**, conseguente allo stimolo dell'ormone vegetale **auxina** prodotta dalle cellule meristematiche degli apici, che diffonde nel tessuto in crescita.

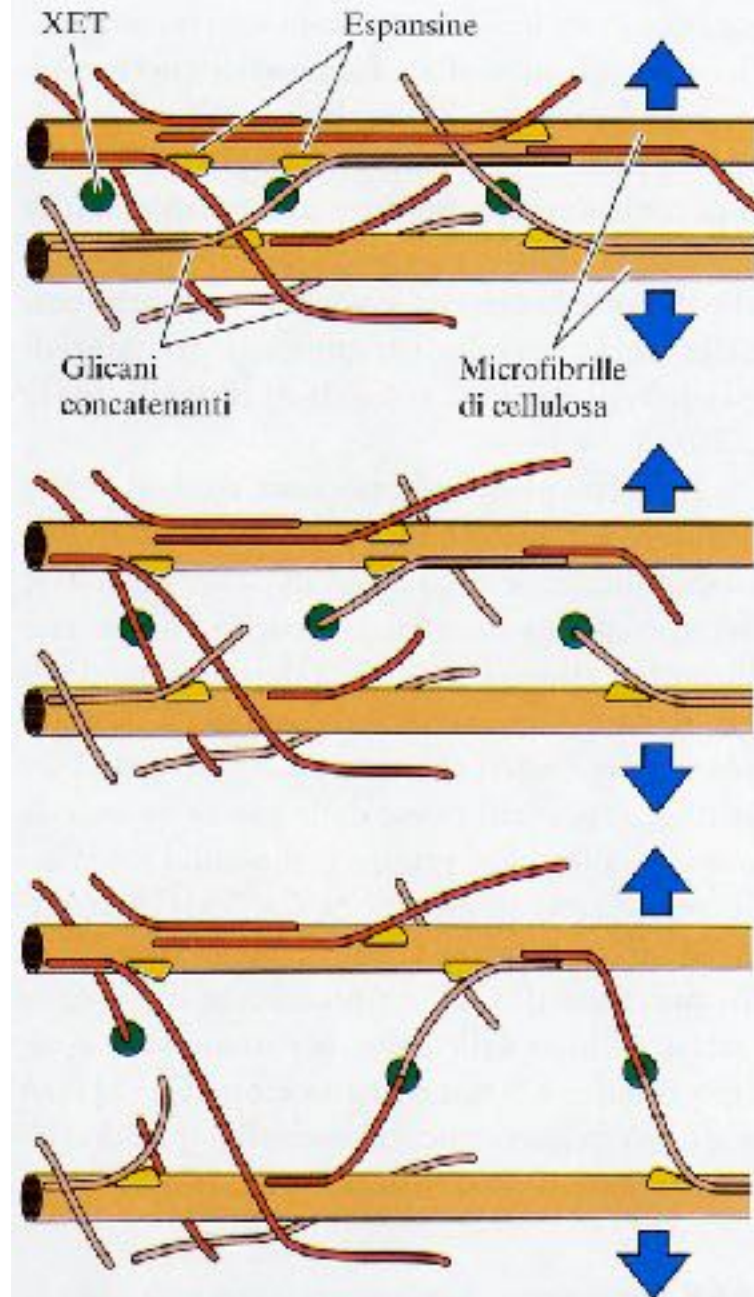


CRESCITA ACIDA

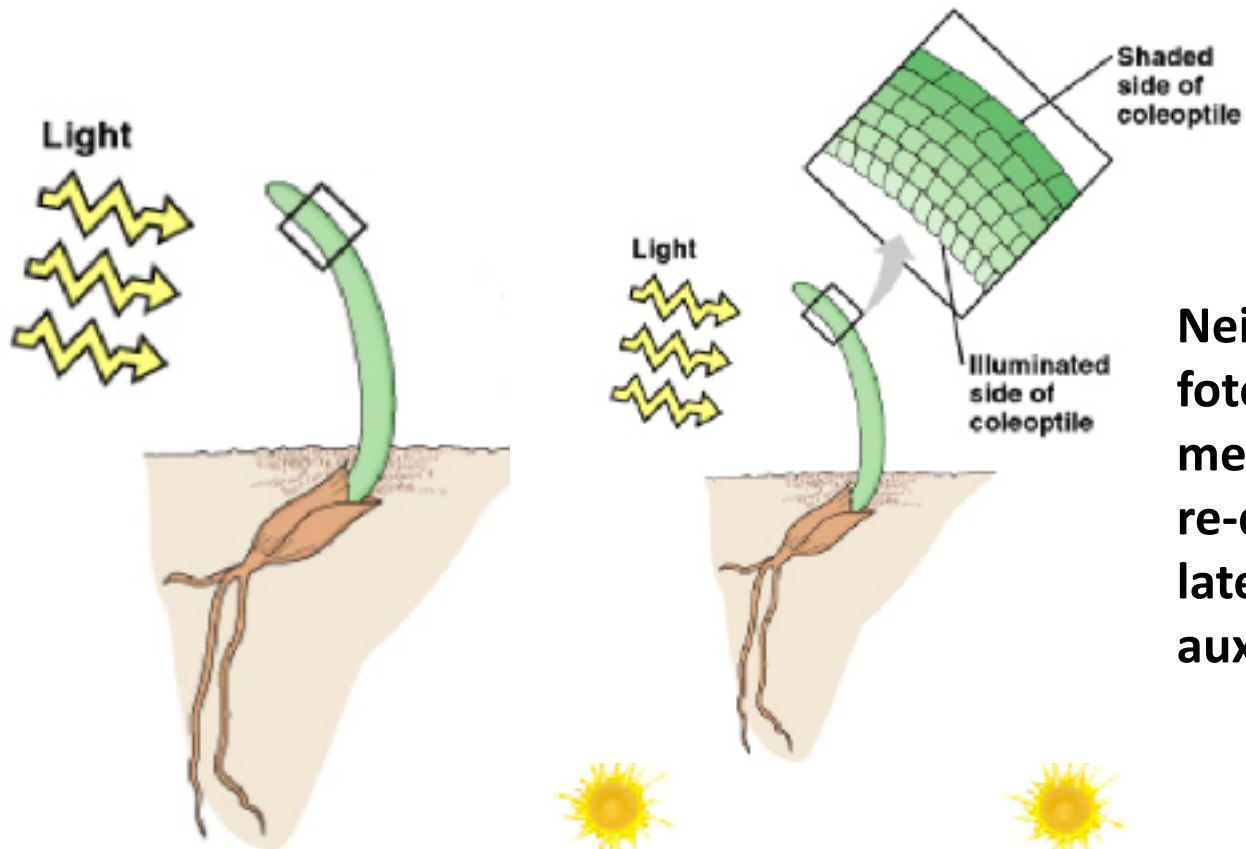
Espansina: proteina pH-dipendente che rende le pareti cellulari meno rigide, scioglie le interconnessioni tra le microfibrille di cellulosa presenti nella parete cellulare.

XET (xiloglucano endotransglicolasi): particolari enzimi che catalizzano la rottura e riformazione dei ponti di emicellulosa tra le microfibrille di cellulosa.

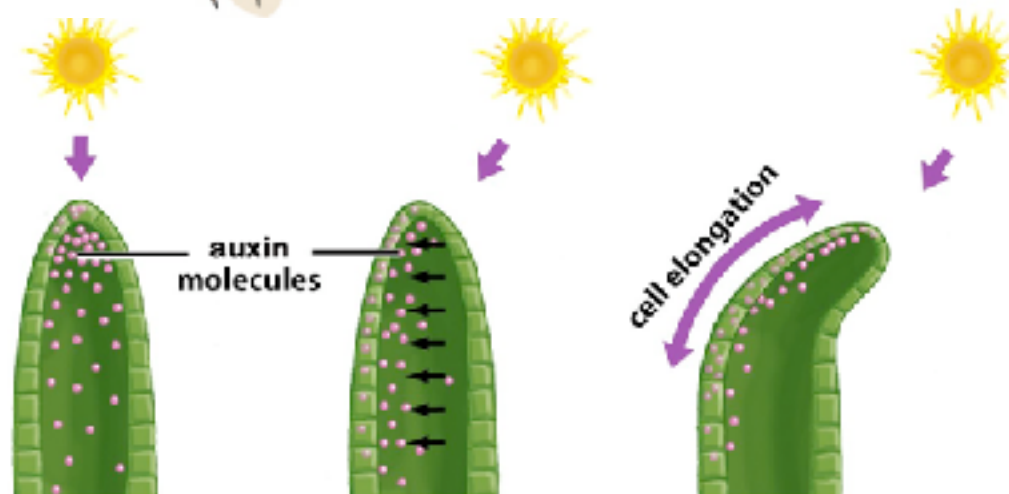
➤ **Auxina** (dalle cellule degli apici vegetativi) attiva una **pompa di protoni (H^+)**: dall'interno della cellula verso la parete cellulare, con **acidificazione della parete** e conseguente attivazione dell'**espansina** e perdita di rigidità della parete. A questo punto la cellula incamera acqua nel vacuolo, con conseguente espansione.



L'ormone AUXINA è anche fondamentale per il FOTOTROPISMO



Nei coleottili il fototropismo è mediato dalla re-distribuzione laterale dell'auxina



La componente matriciale è importante soprattutto al momento della germinazione...

$$\Psi_{\text{idrico cellula}} = \Psi_{\text{osm.}} + \Psi_{\text{parete}} + \Psi_{\text{matriciale}}$$

IMBIBIZIONE

Le molecole d'acqua mostrando una fortissima coesione grazie alla loro polarità, e cioè la differenza di carica fra un'estremità e l'altra della molecola dell'acqua (vedere Appendice A). Similmente, a causa di tale differenza di carica, le molecole dell'acqua possono legarsi (aderire) a superfici cariche sia positivamente che negativamente. Molte grosse molecole biologiche, quali la cellulosa, sono polari così da attrarre molecole d'acqua. La capacità di adesione delle molecole d'acqua è anche responsabile di molti importanti fenomeni biologici chiamati imbibizione e, a volte, idratazione.

Imbibizione (dal latino *imbibere*, «impregnare») è il movimento delle molecole d'acqua all'interno di sostanze quali legno o gelatina che aumentano di volume grazie all'accumulo delle molecole d'acqua. La pressione che si sviluppa dalla imbibizione può essere estremamente elevata. Si riferisce che la pietra per le antiche piramidi d'Egitto fosse ottenuta inserendo pezzi di legno in fori scavati nella roccia e bagnando successivamente i pezzi con acqua. Il rigonfiare del legno creava una forza tale da staccare lastre di pietra. Nelle piante viventi, l'imbibizione è molto importante per i semi che possono così aumentare di parecchie volte il loro volume originale. L'imbibizione è essenziale per la germinazione dei semi (vedere Capitolo 23).



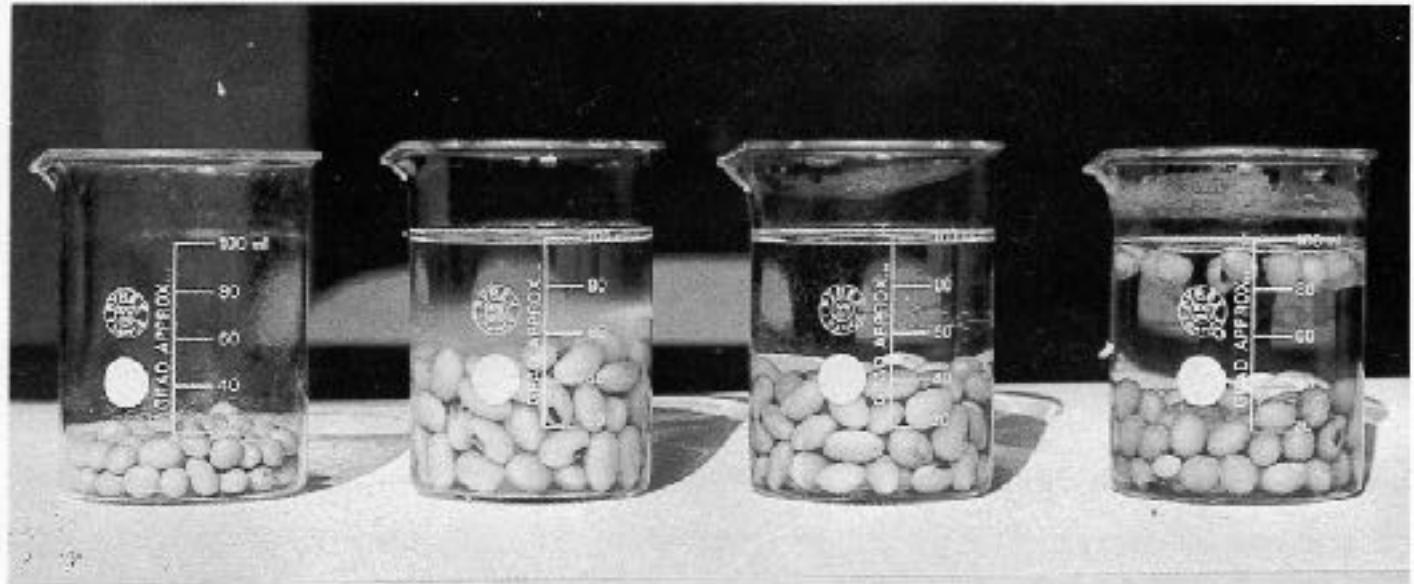
La germinazione dei semi comincia con una trasformazione del tegumento seminale tale da permettere un consistente assorbimento di acqua per imbibizione. L'imbibizione e la struttura grossolana si

gonfiano, facendo scoppiare il tegumento seminale. Nella ghianda a sinistra, fotografata sul suolo di una foresta, la radice embrionale è emersa dopo che il robusto stelo esterno del frutto si è spaccato.

H_2O

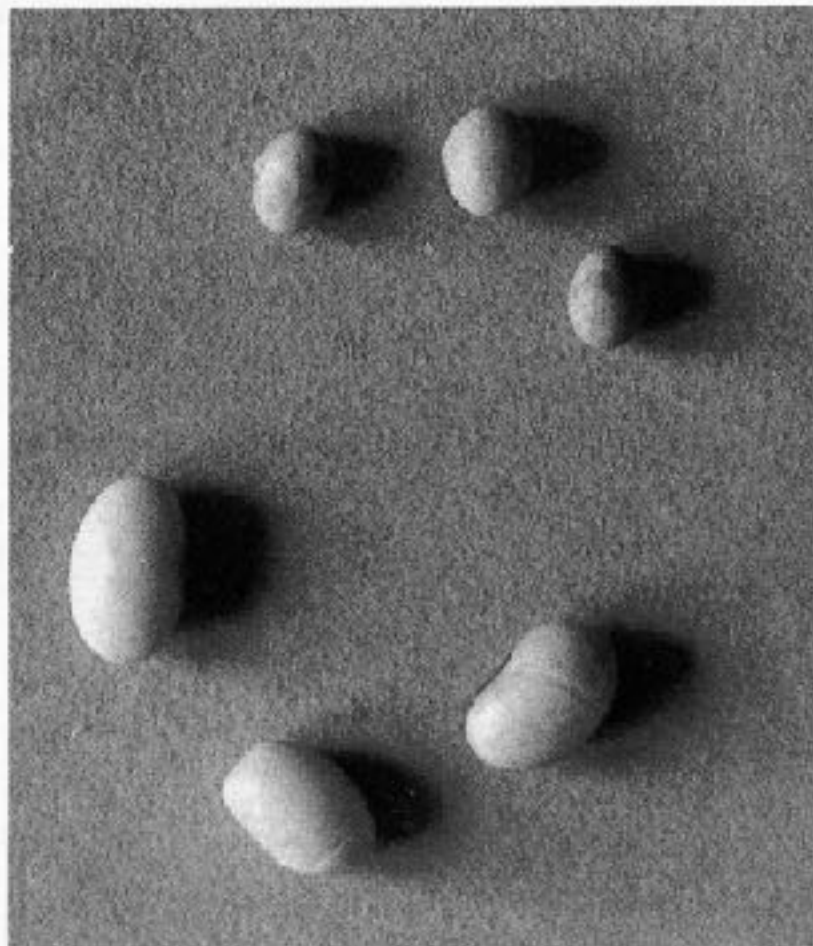
Sol. NaCl
semi-satura

Sol. NaCl
satura

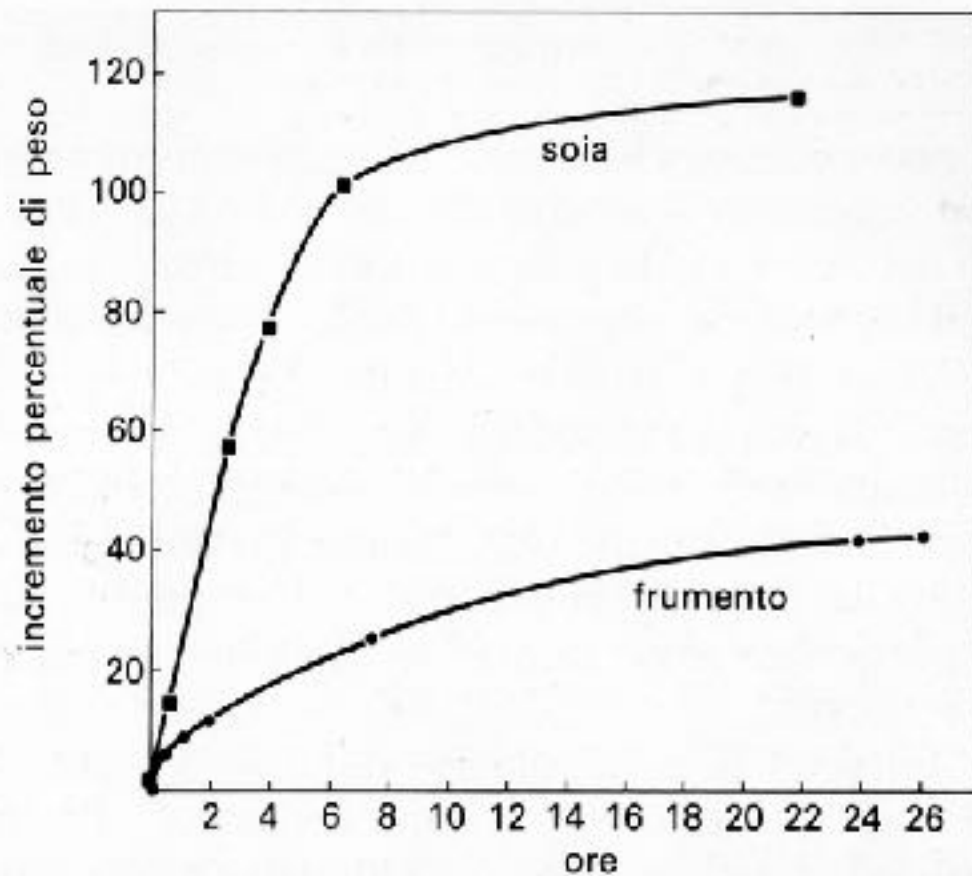
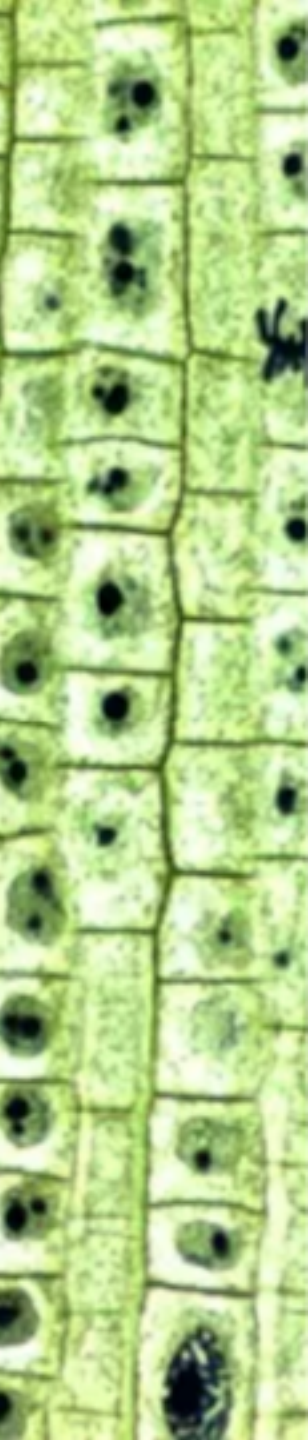


I quattro bicchieri contengono un ugual numero di semi di soia. Da sinistra a destra: semi secchi, rigonfiati in acqua, rigonfiati in soluzione NaCl semisatura, rigonfiati in soluzione NaCl satura. (Periodo di rigonfiamento: 24 ore). I semi sono riusciti a rigonfiarsi persino nella soluzione satura, anche se meno che in

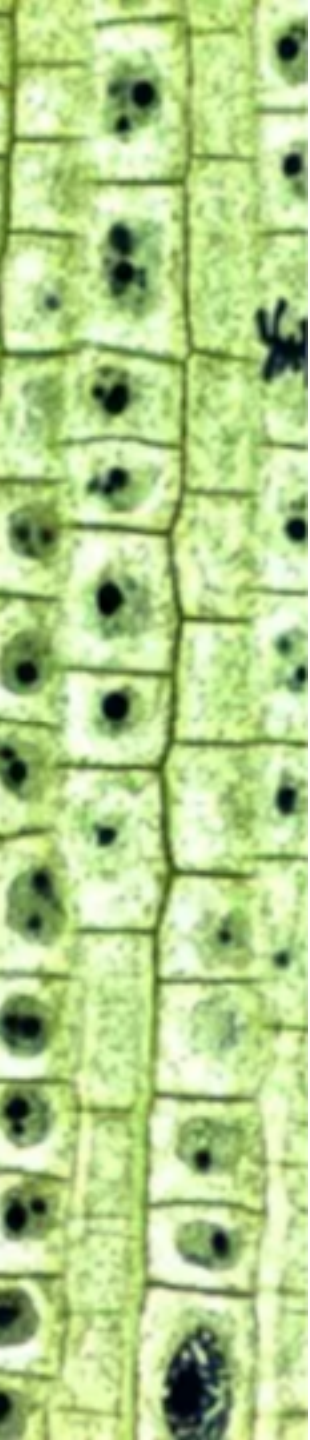
acqua. Dato che il potenziale osmotico di una simile soluzione è dell'ordine delle centinaia di atmosfere è evidente che il potenziale d'acqua del seme deve essere ancora più negativo. (Notate che alcuni semi galleggiano nella soluzione satura a causa della sua densità sensibilmente superiore a quella dell'acqua).



Semi di soia secchi (sopra) e rigonfiati in acqua per 48 ore (sotto). I semi di soia hanno una straordinaria capacità di assorbire acqua a causa del loro alto contenuto di proteine.



Andamento del tempo dell'assorbimento d'acqua in un seme di soia e in uno di frumento. L'assorbimento è seguito come aumento percentuale di peso rispetto a quello iniziale del seme secco: in tal modo è possibile paragonare tra loro i semi nonostante la differenza di dimensioni. È evidente che il seme di soia assorbe una quantità d'acqua molto maggiore di quello di frumento. Questo è dovuto al suo maggiore contenuto di proteine le quali si rigonfiano più dell'amido che costituisce la riserva principale del seme di frumento.



Le piante sono organizzate in molteplici forme, dalle unicellulari a quelle pluricellulari, da semplici a complesse.

Sulla base della loro organizzazione, si dividono in due grandi gruppi.

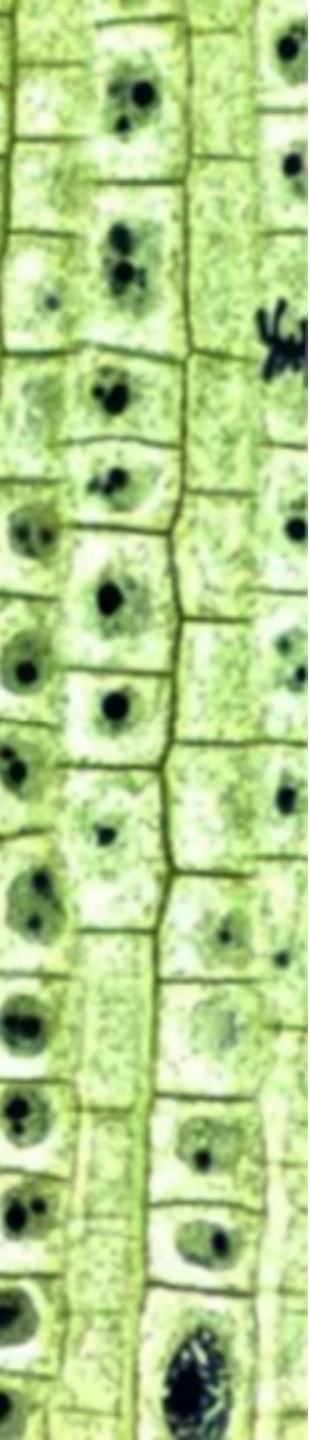
TALLOFITE vs. CORMOFITE

Suddivisione empirica ed arbitraria degli organismi vegetali.

TALLOFITE: sono crittogame
(=«piante senza fiore»)

CORMOFITE: piante a **CORMO**,
caratterizzate tre organi
fondamentali:

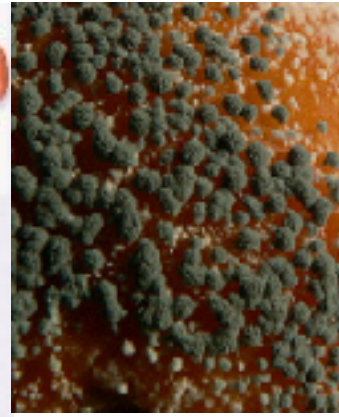
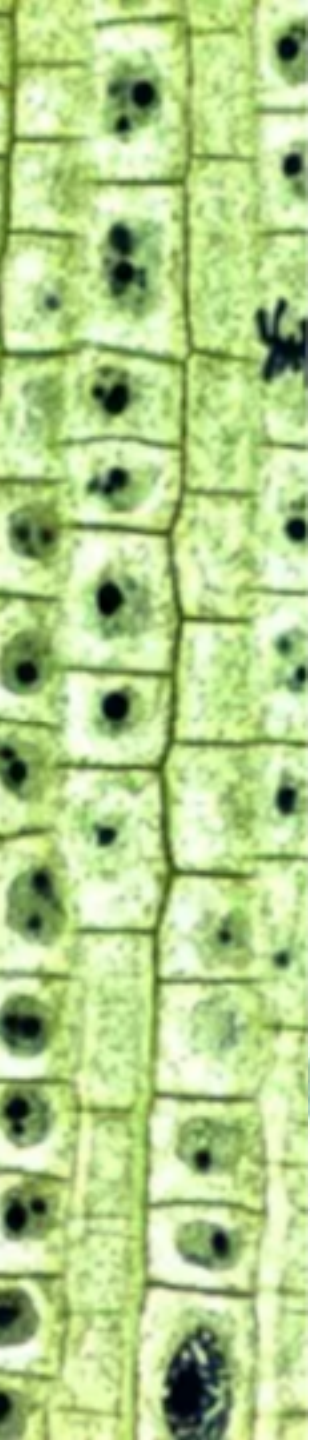
- **radice**
- **caule o fusto**
- **filloma** (= insieme delle lamine fogliari).



TALLOFITE

- alghe pluricellulari,
- alcune briofite (epatiche a tallo o tallose),
- i muschi (in alcune fasi della loro vita),
- funghi lichenizzati e non.

!!! I funghi **NON** sono **organismi vegetali** nonostante tradizionalmente siano studiati dai botanici (micologi).

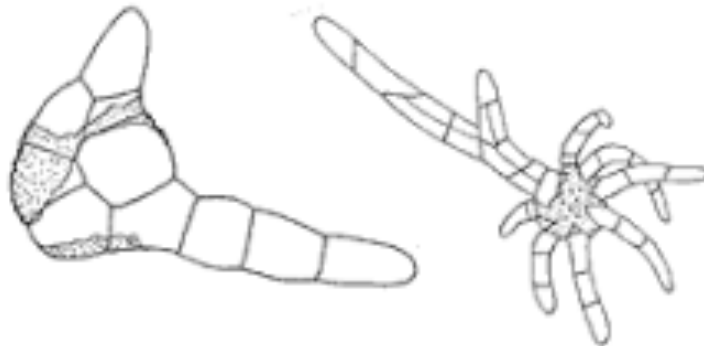




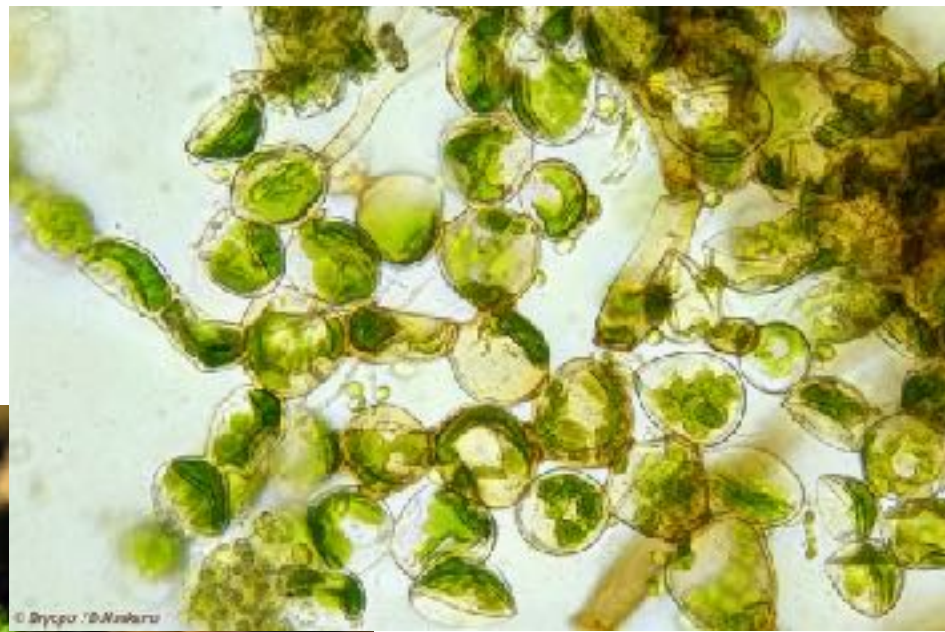
Le tallofite non hanno veri tessuti, nel caso delle loro forme più complesse si parla di “**PSEUDOTESSUTI**” formati da filamenti cellulari strettamente intrecciati.

I **muschi** sono considerati un anello di passaggio tra tallo- e cormofite: nel corso del loro ciclo riproduttivo, alcuni stadi hanno organizzazione filamentosa, **protonema** (gametofito); in seguito si sviluppano strutture analoghe ad un caule e a delle foglie.

Funaria, Bryum, Macromitrium







***Schistostegia
pennata***
(Leuchtmoos, light
moss, muschio
luminoso)



Calypogeia suecica (foliosa)



Conocephalum conicum (tallosa)



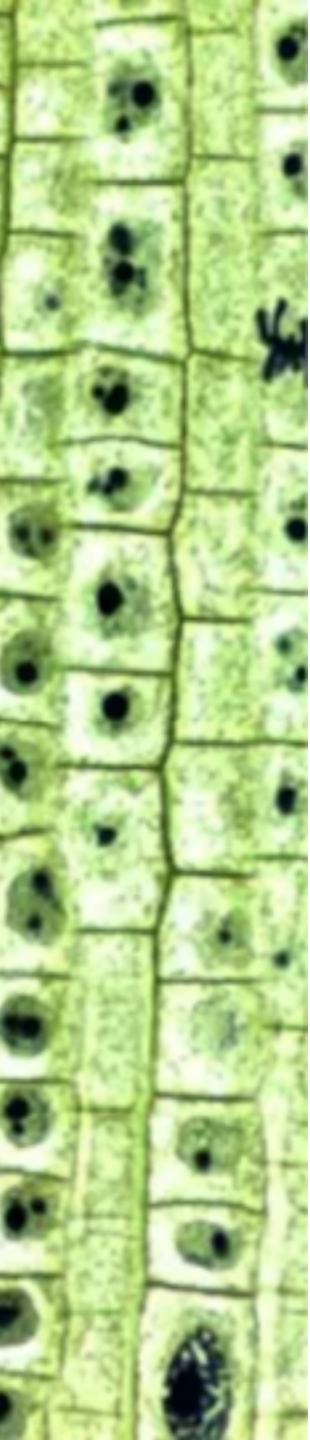


Le **alghe pluricellulari** si differenziano per la **struttura del tallo**:

- Monadale
- Coccale
- Filamentoso
- Sifonocladale (filamento suddiviso in cellule con tanti nuclei)
- Sifonale (filamenti non suddivisi in cellule)
- Laminare
- Pseudoparenchimatico
- Protoparenchimatico (alghe verdi più evolute e comparsa dei plasmodesmi)

... ed in base ai **pigmenti fotosintetici** che contengono, all'**ultrastruttura del cloroplasto** e ad altre caratteristiche cito-morfologiche, distinguendosi in:

- Alghe rosse
- Alghe brune (marine, pluricellulari)
- Diatomee
- Alghe verdi



- **Cloroplasti primari** [in alghe verdi, rosse, glaucofite (con cianelle!!!), piante terrestri]
- **Cloroplasti secondari** (con più di due membrane , 3 o 4!!
In alghe verdi e rosse)
- 1 vs many...!!!

Importanza:

- ❖ Produttori primari (fitoplancton) delle acque dolci e salate
- ❖ Fonte di alimentazione umana ed animale.
- ❖ Arricchiscono di O₂ le acque e l'atmosfera
- ❖ Fonte di prodotti medicinali, per industria alimentare e laboratori scientifici
- ❖ Regolatori della microflora nel suolo

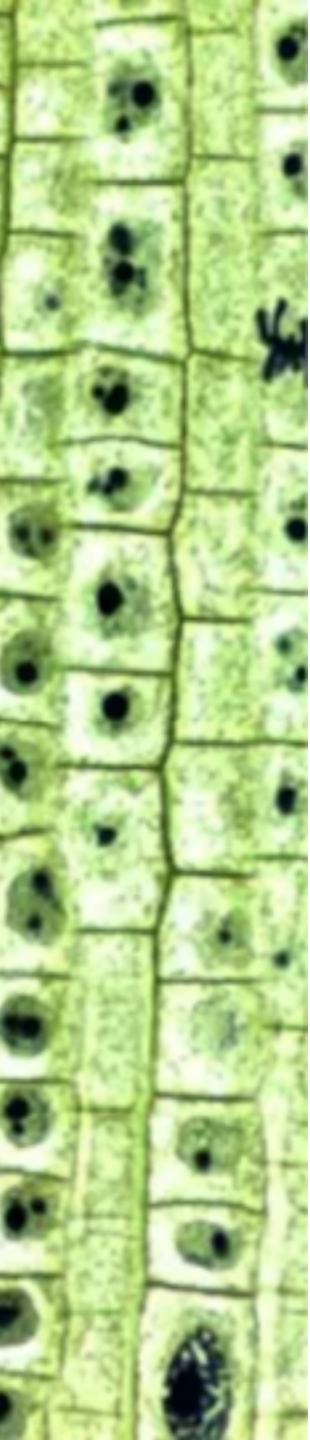
DOVE?

- epifite
- endolitiche
- epilitiche
- epifille
- psammofile
(in sabbia)
- in suolo
- in acqua

Cosmopolite, crioterme, megaterme



Chlamydomonas nivalis



Zona eufotica (fino a 200 m in profondità)

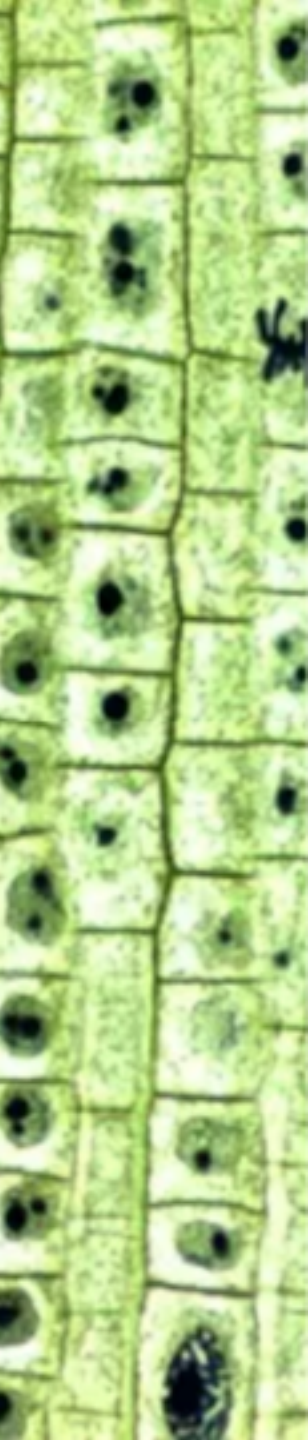
- Alghe verdi in superficie
- Alghe brune più in profondità delle verdi
- Alghe rosse fino al limite della zona eufotica (pigmenti accessori e ficobilisomi)

❖ Alghe brune e rosse marine

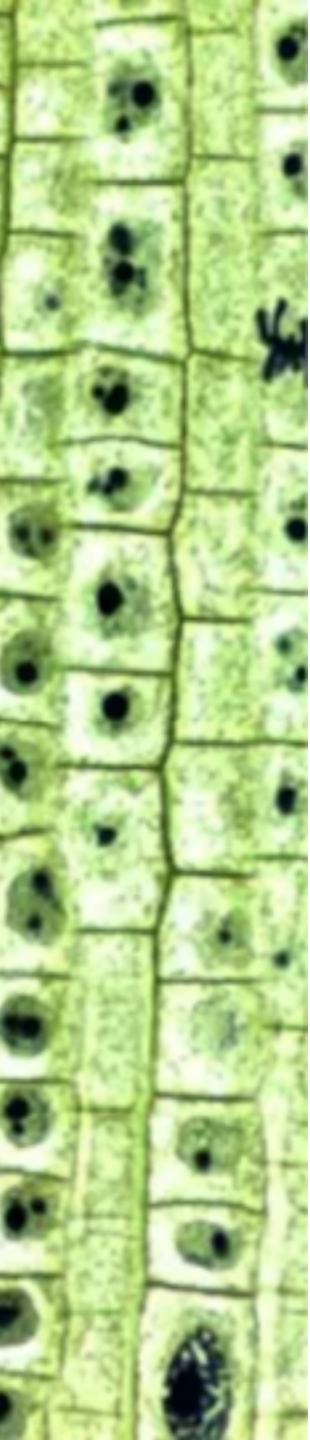
❖ Alghe verdi di acqua dolce

- I **pigmenti** sono di tre tipi: **clorofille** (a sempre presente!), **carotenoidi e xantofille**, **ficobiline** (Rhodophyta e Criptophyceae);

- I pigmenti accessori sono presenti soprattutto nelle alghe di profondità.

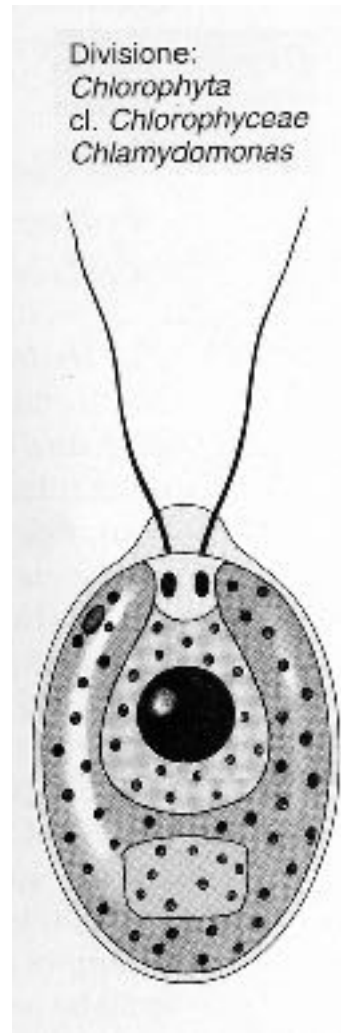


Tendenze evolutive della morfologia delle alghe

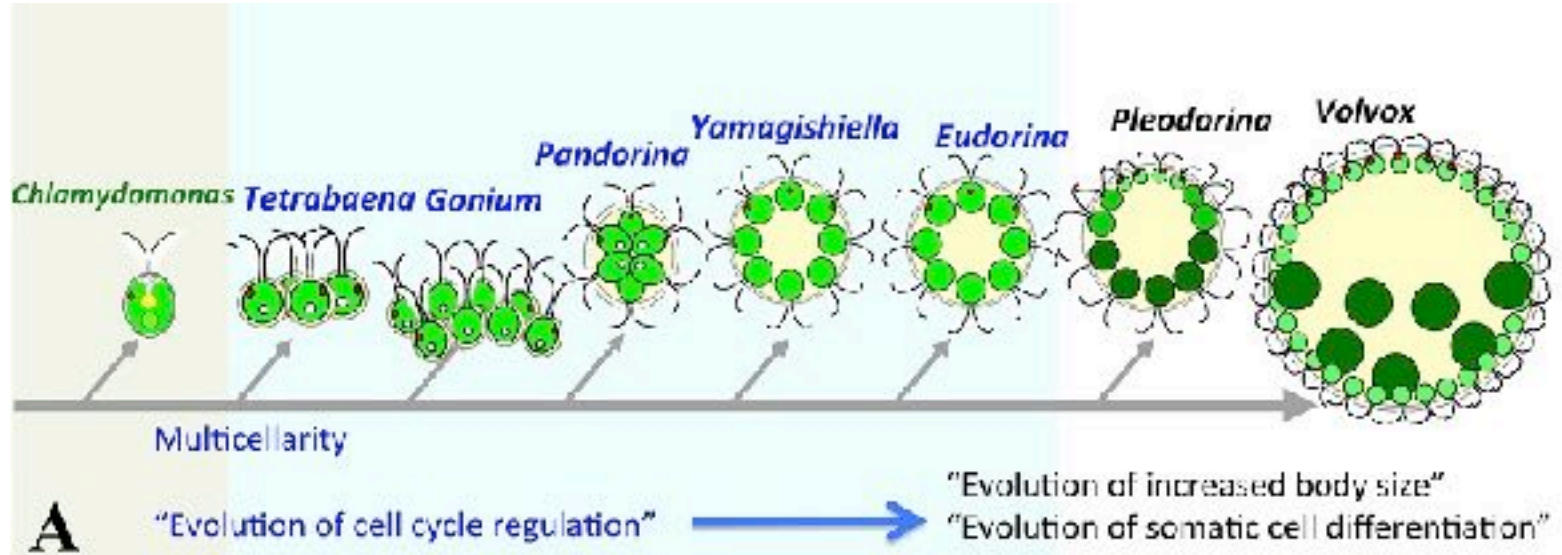


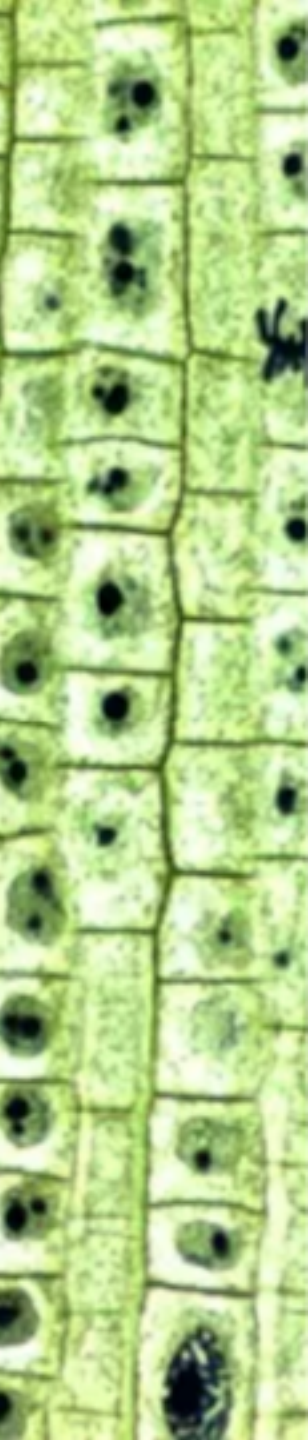
MONADALE: il livello di organizzazione più semplice nelle alghe eucariotiche, **cellule singole, mobili, con flagelli**; parete cellulare o rivestimento di placchette proteiche o cellulosiche.

Nelle alghe verdi flagellate c'è una evidente tendenza evolutiva verso organismi pluricellulari, con la formazione di una **linea germinale**, e di una **linea somatica**, ovvero un inizio di specializzazione cellulare.



CAPSALE





Singole cellule
specializzate →
Sporocisti / gametocisti

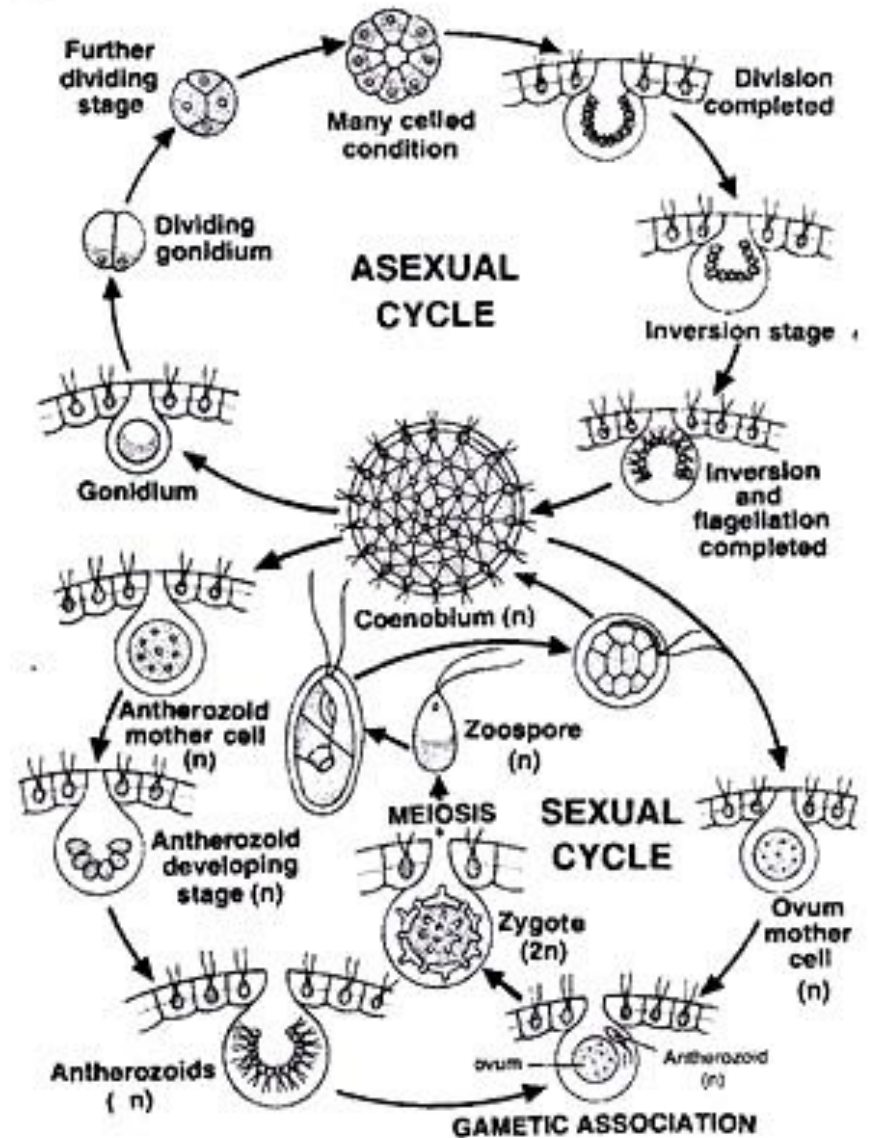
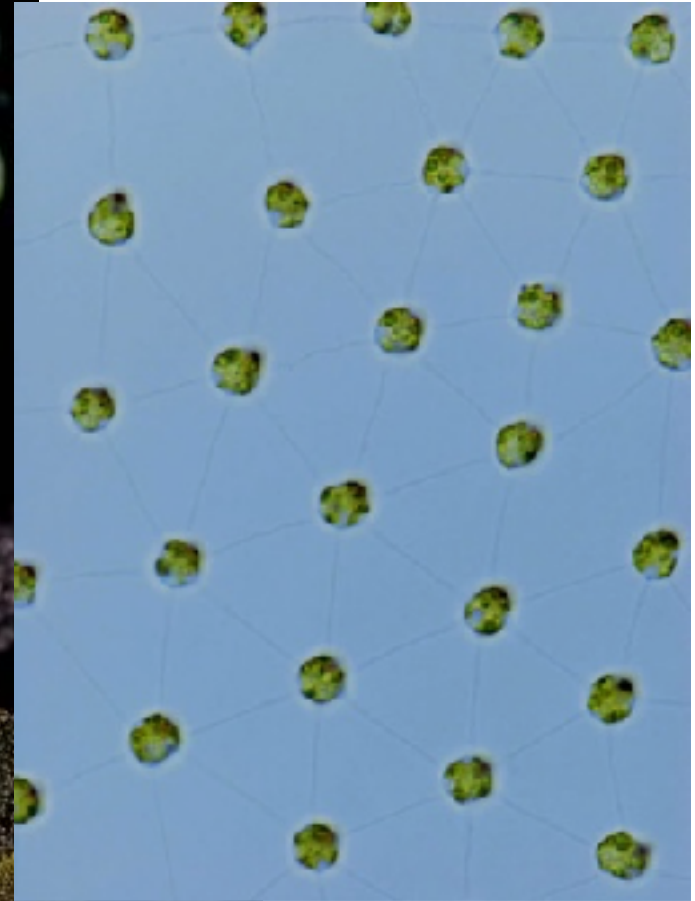
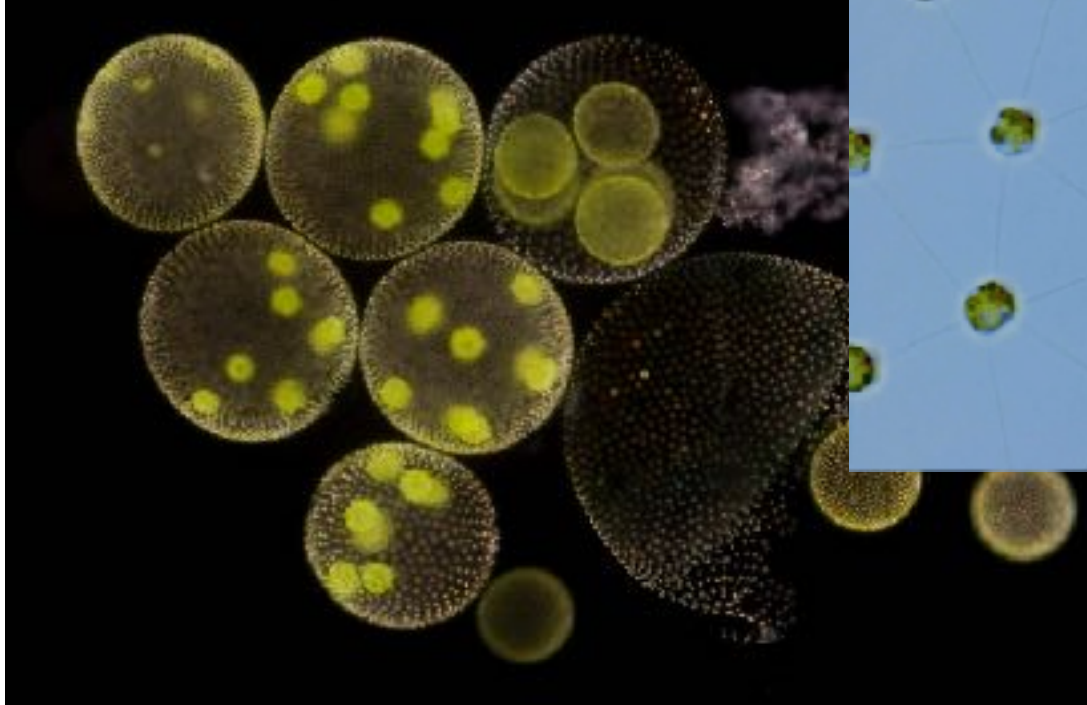
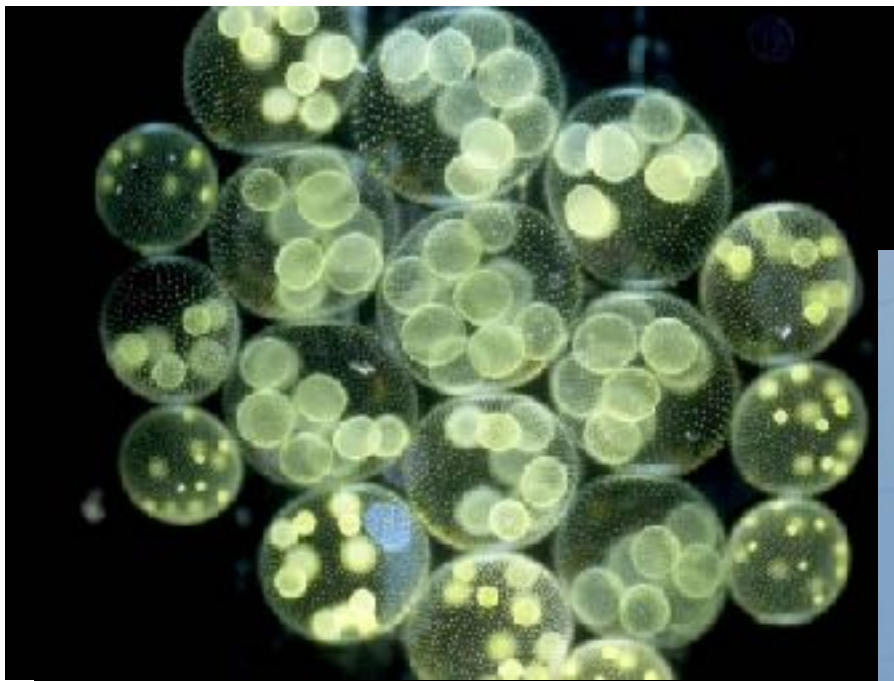
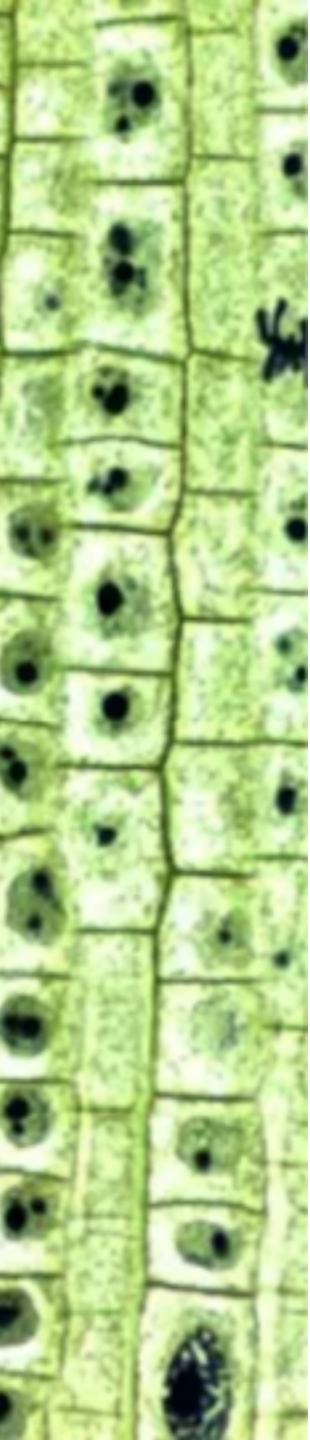


Fig. 7. Volvox. Diagrammatic life cycle.

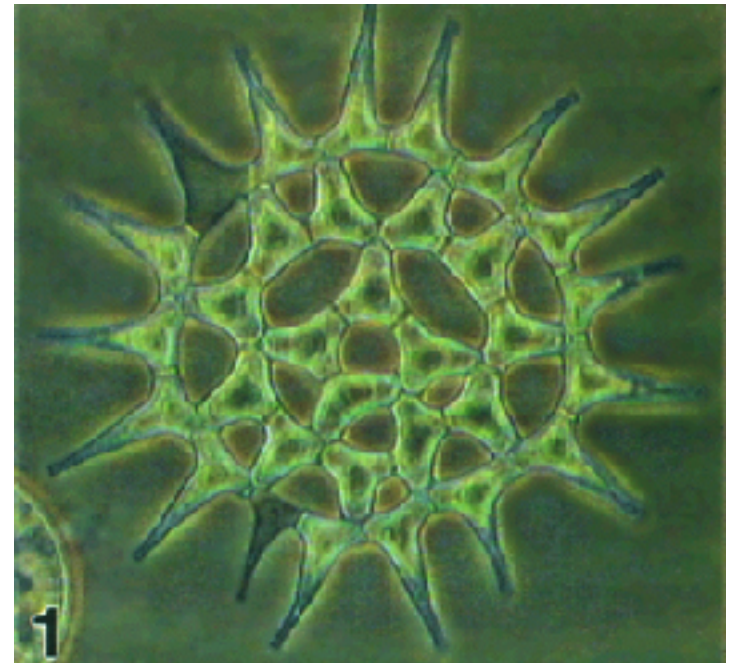
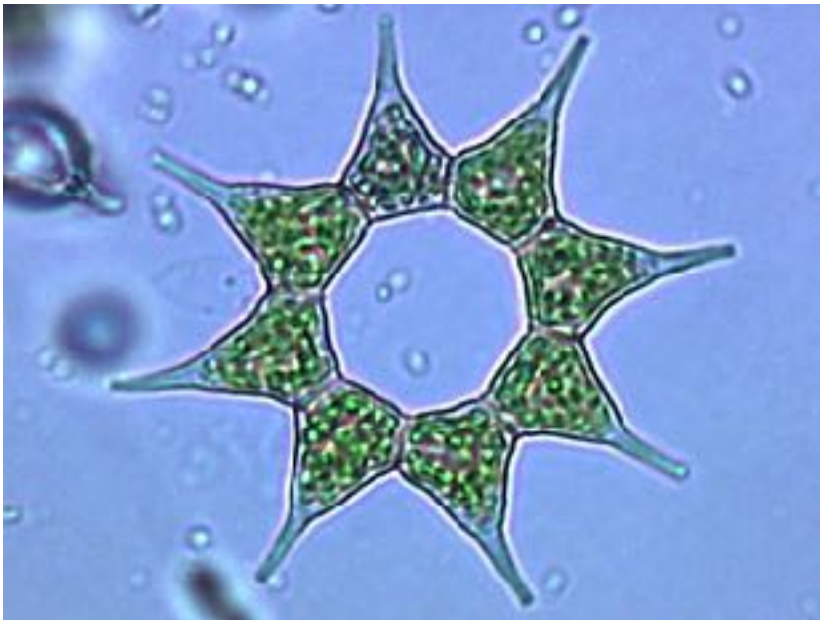




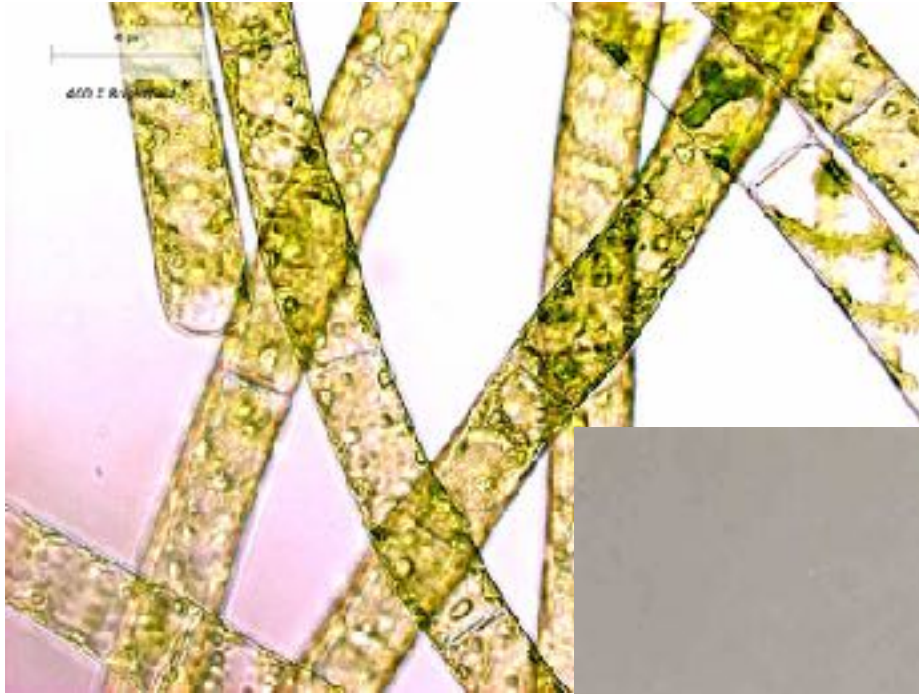
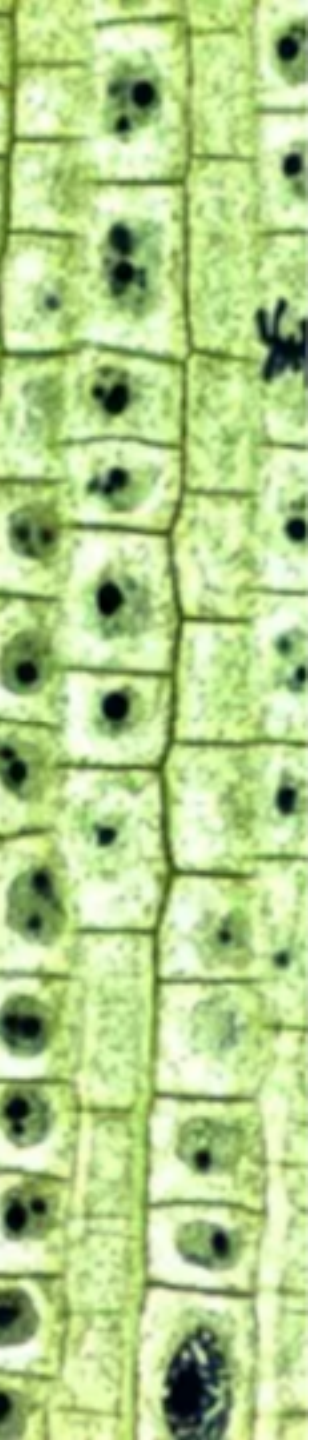
COCCALE: derivata dalla monadale, **senza flagelli**, **immobile**.

➤ La perdita dei flagelli è considerato un carattere derivato, più “moderno”. Alcune forme coccali mantengono i flagelli in particolari stadi del loro sviluppo (zoospore).

Colonie di due specie di *Pediastrum*.



TRICALE: filamentoso (**FILAMENTO**); dopo la divisione, le cellule rimangono unite mediante i setti cellulari comuni, e quindi tramite i **plasmodesmi**.

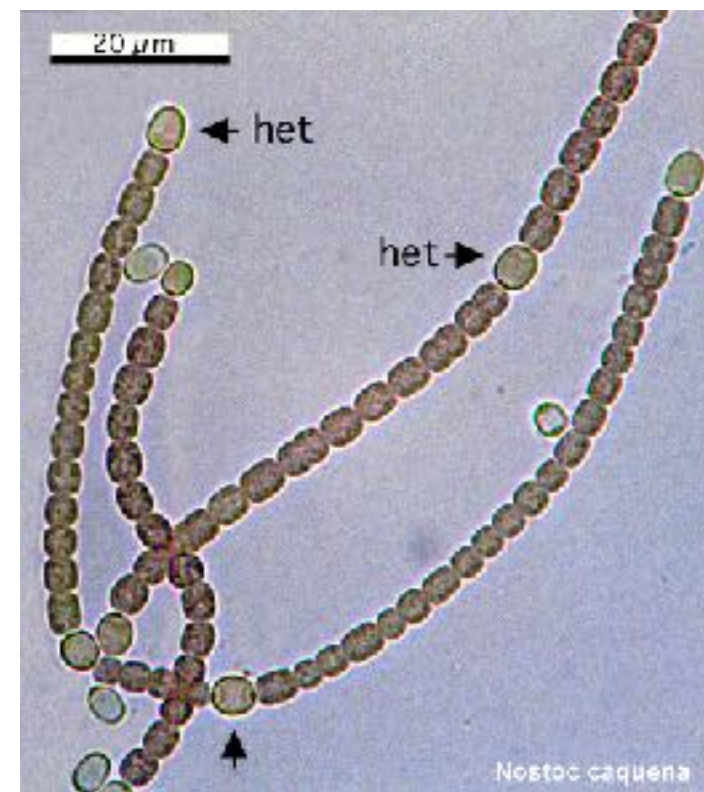
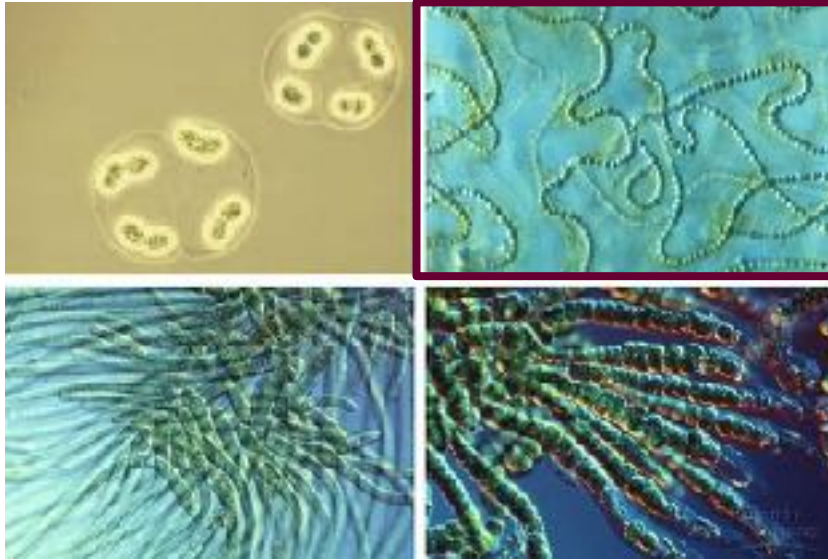
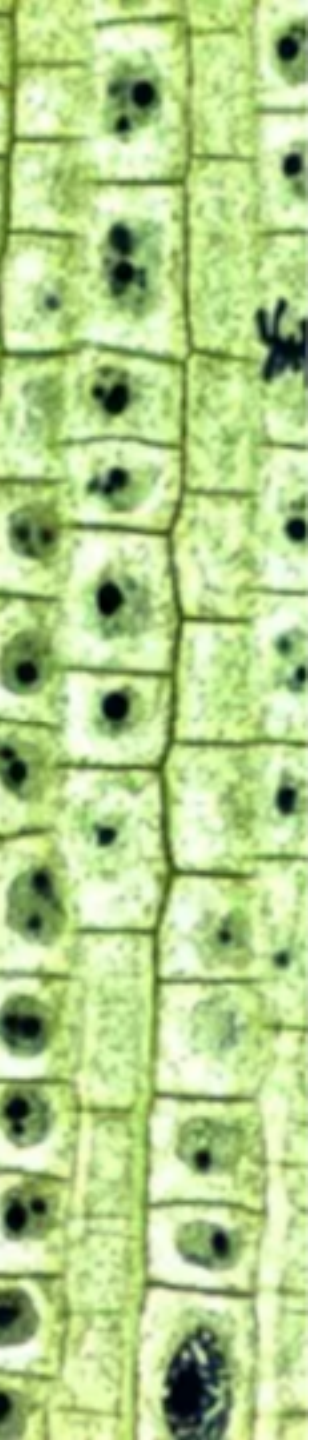


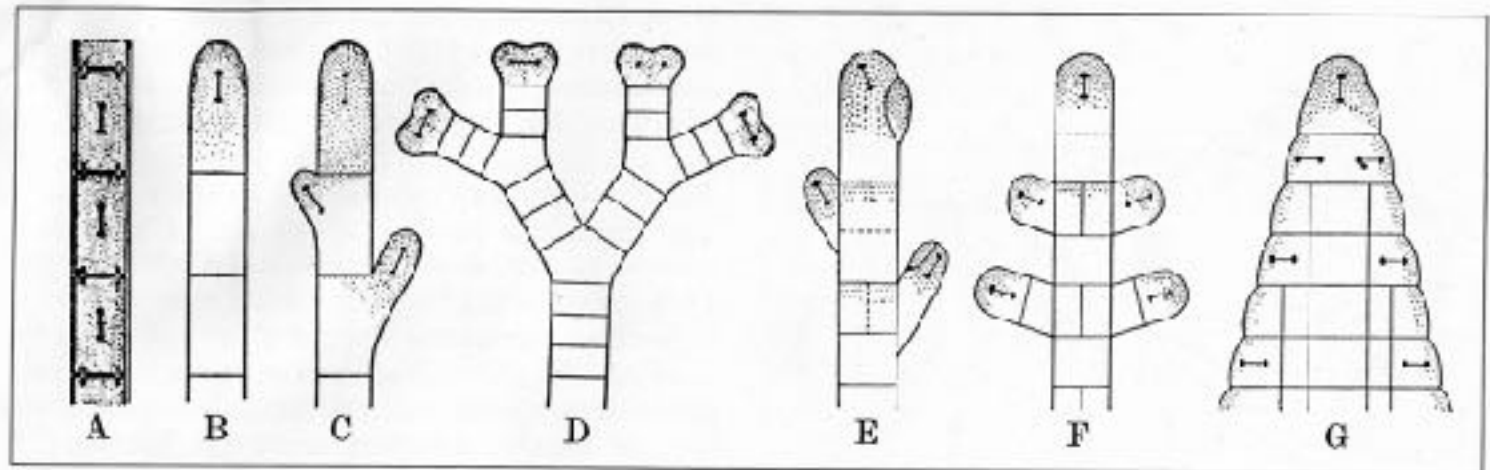


Trentepholia spp.



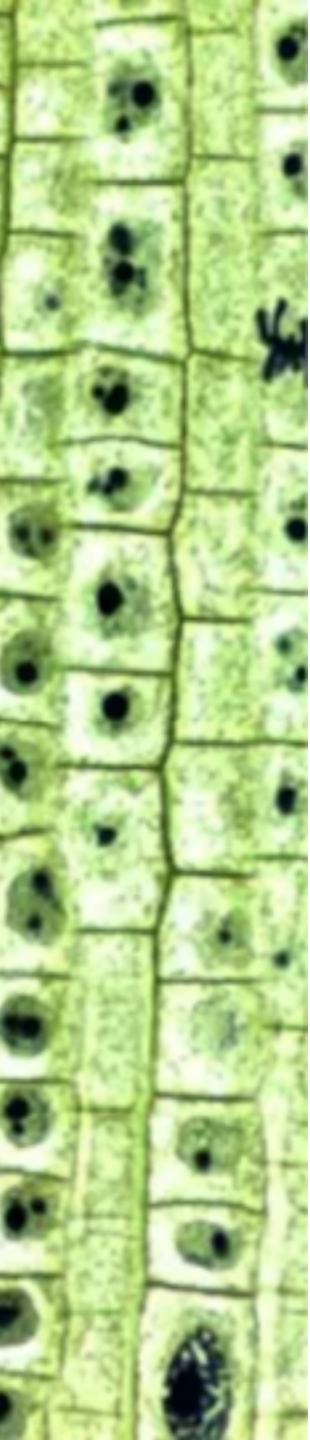
Nostoc sp.





Crescita e ramificazione di tali di Alghe filamentose e piatte (bidimensionali) (i segmenti indicano gli assi longitudinali dei fusi di divisione). **A**, tallo filamentoso con crescita intercalare uniforme. **B**, crescita cellulare apicale. **C**, lo stesso con ramificazione apicale-polare. **D**, ramificazione dicotomica uguale della cellula apicale risultante da divisioni trasversali alla direzione di crescita fino ad allora seguita, intercalare periodicamente. **E**, ramificazione laterale subapicale per mezzo di divisioni ineguali della cellula apicale. **F**, ramificazione subapicale laterale per segmenti che stanno al di sotto della cellula apicale. **G**, un tallo bidimensionale piatto di tessuto si forma per crescita congenita dei rami laterali.

La specializzazione cellulare è alquanto limitata, **il tallo non ha tessuti di sostegno**, in quanto questa funzione viene esercitata dalla spinta dell'acqua.

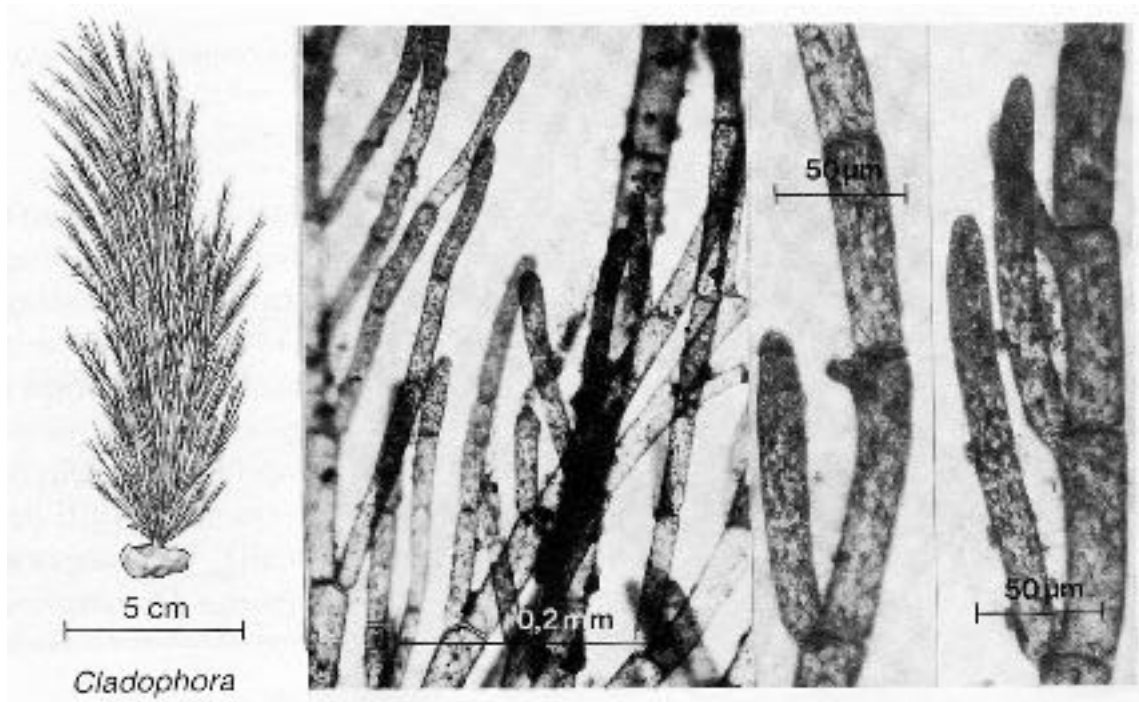


Due vie evolutive alternative, relativamente di scarso successo se si considera il numero di taxa algali coinvolti, sono state quelle che hanno portato al progressivo aumento delle dimensioni delle cellule, anziché a una organizzazione a cellule numerose e di minori dimensioni.

SIFONALE e SIFONO-CLADALE: livello di organizzazione in cui le cellule sono di dimensioni eccezionali, non dovute al vacuolo, ma dovute all'aumento del numero di nuclei e della mancata divisione del citoplasma.

SIFONOCCLADALE:
setti trasversali
presenti

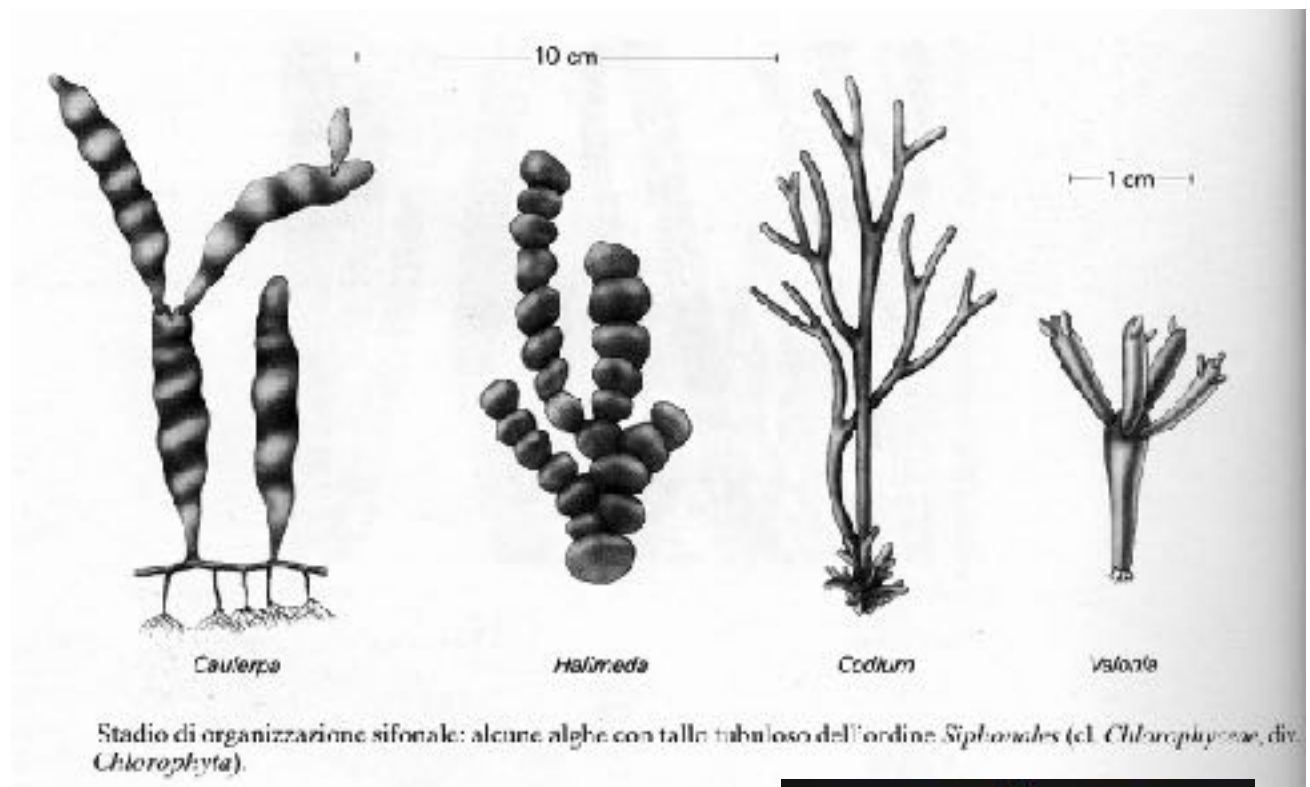
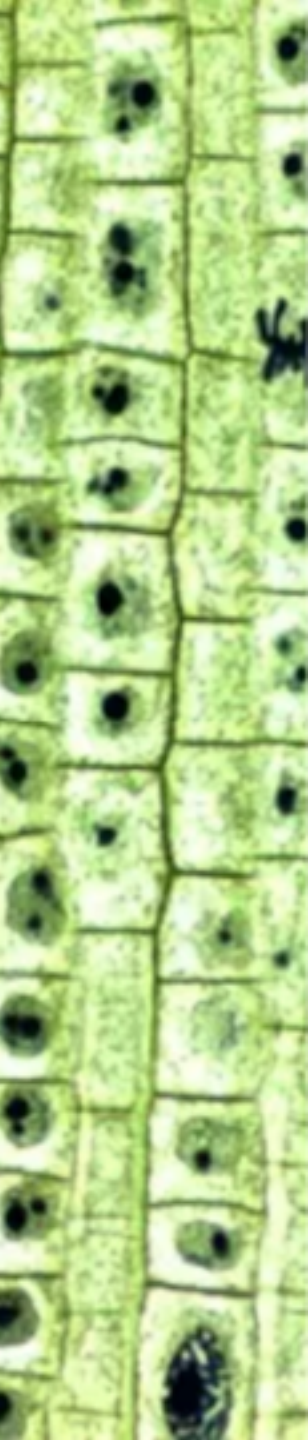
SIFONALE: setti
trasversali assenti





Jinda Prescott

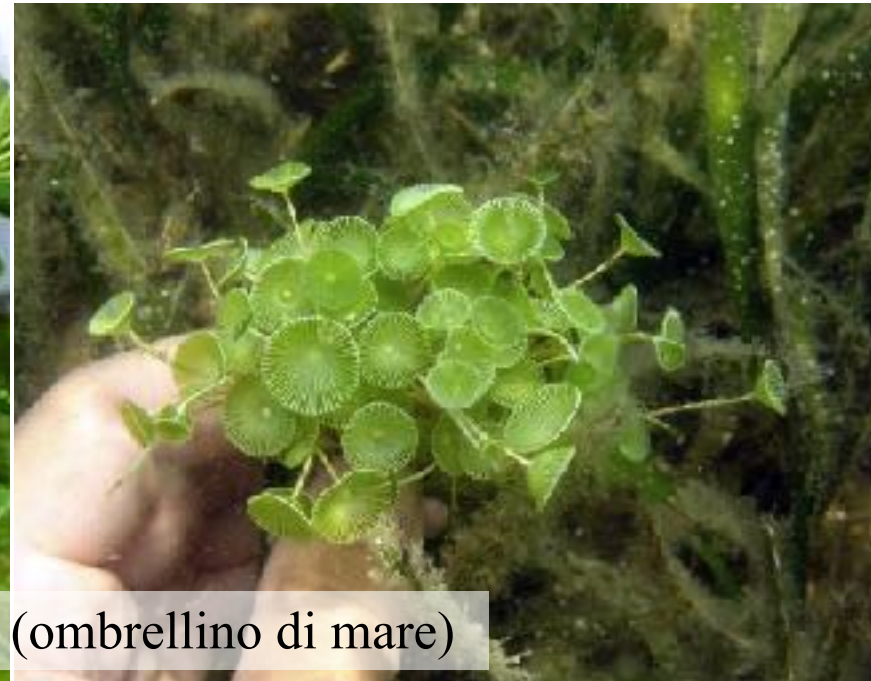




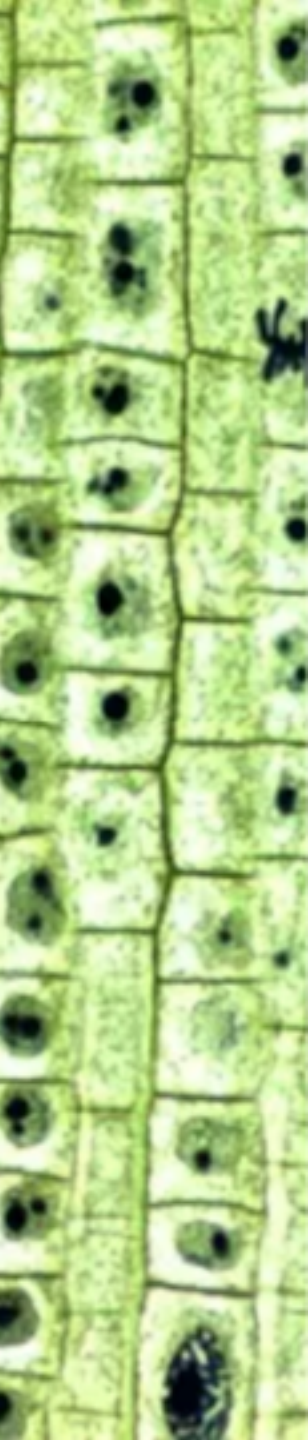


Queste alghe hanno un tallo di consistenza cuoioso-gelatinosa. La parete non può essere eccessivamente spessa, e ciò determina una certa fragilità dell'intera struttura.

Avendo grandi nuclei, alcune alghe ad organizzazione sifonale sono state impiegate in studi genetici sui ruoli svolti da nucleo e citoplasma, mediante la tecnica del trapianto diretto del nucleo in un citoplasma ospite.



Acetabularia spp. (ombrellino di mare)



Il massimo della complessità
del livello di organizzazione
trica le viene raggiunto con i
talli di **filamenti intrecciati** o
PLECTENCHIMATICI.



(a)

Alghe brune. (a) *Durvillaea antarctica* affiorata durante la bassa marea, lungo la costa rocciosa della Nuova Zelanda. (b) Dettaglio di *Laminaria*, in cui sono visibili le ventose basali, lo stipite e la base di alcune lamine. (c) *Fucus vesiculosus*. Quest'alga copre fittamente molti scogli esposti alla bassa marea. Quando sono sommerse le cisti ripiene d'aria spostano le fronde in alto, verso la luce. L'attività fotosintetica delle alghe marine che affiorano frequentemente è da una a sette volte maggiore in aria che in acqua; al contrario, per le alghe che solo raramente affiorano, si riscontra un'attività fotosintetica maggiore in acqua. Queste differenze possono in parte spiegare la distribuzione verticale delle macroalghe nelle zone di marea.

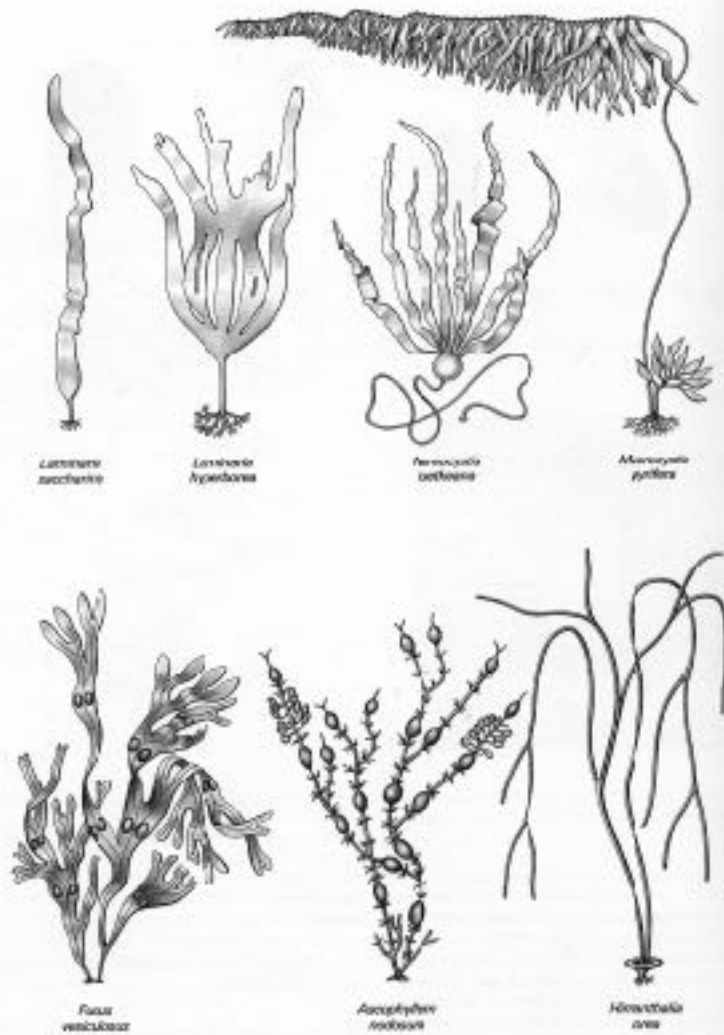
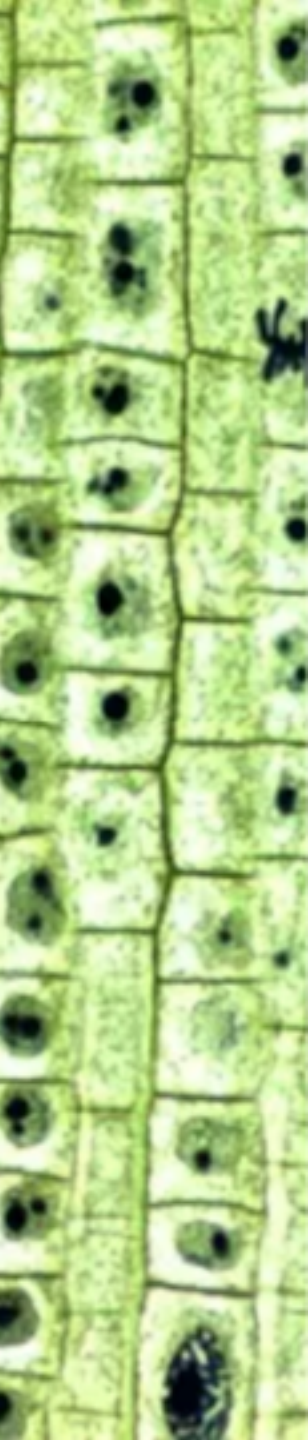


(b)



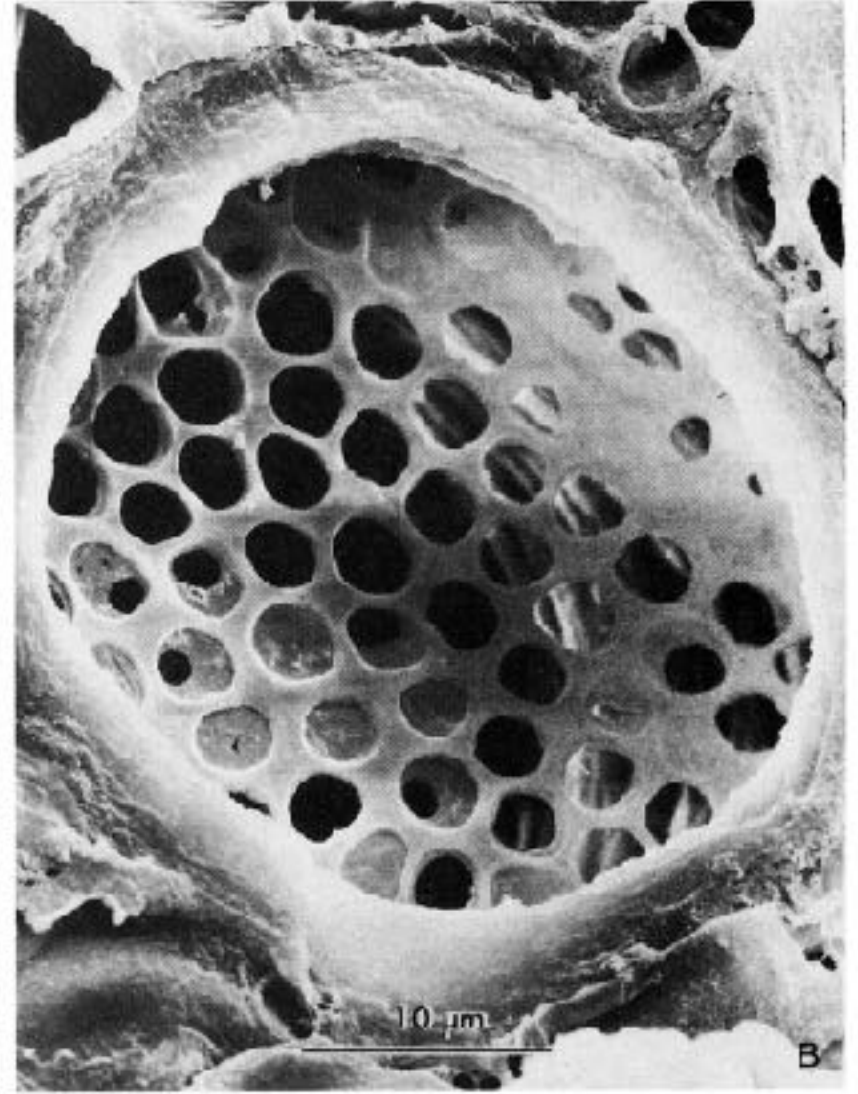
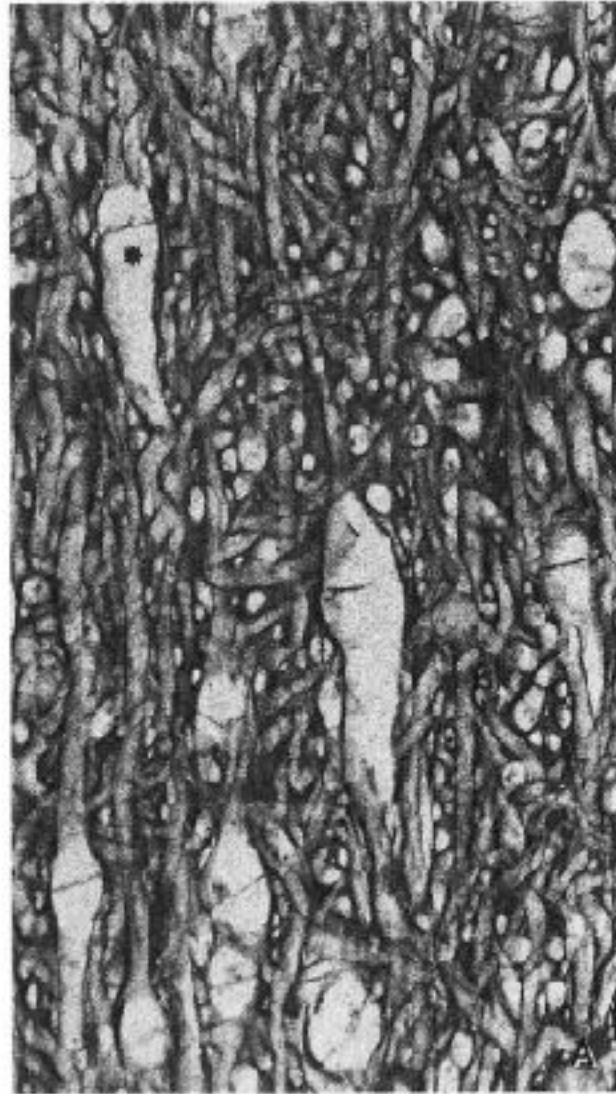
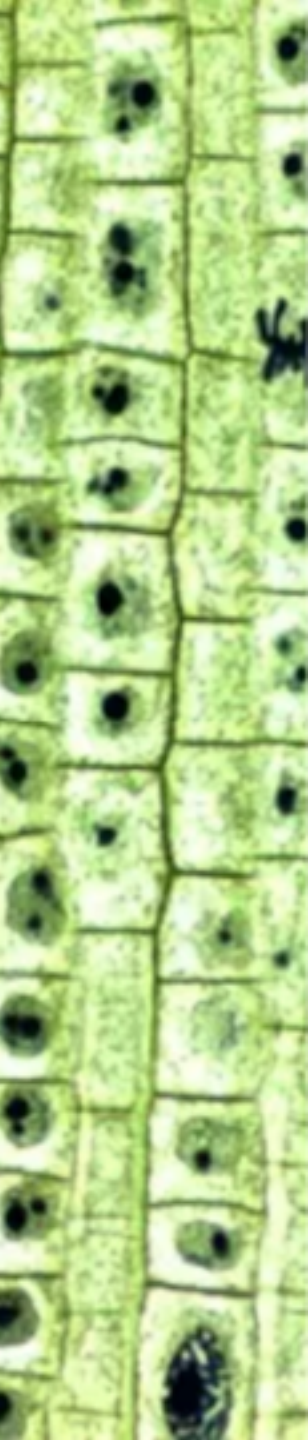
(c)





Tutti i struttura complessa di alghe brune (ord. *Laminariales* e *Fucales*, cl. *Phaeophyceae*, div. *Heterokontophyta*).





Plectenchima nel caulode dell'alga bruna *Laminaria* (A), al cui interno si trovano numerose cellule a tromba (una contrassegnata dall'asterisco) con placche cribrose trasversali. B. placca cribrosa di *Macrocystis integrifolia*, un'altra alga bruna, vista dall'alto (A 150:1, originale) B foto al microscopio elettronico a scansione: K. Schmitz).

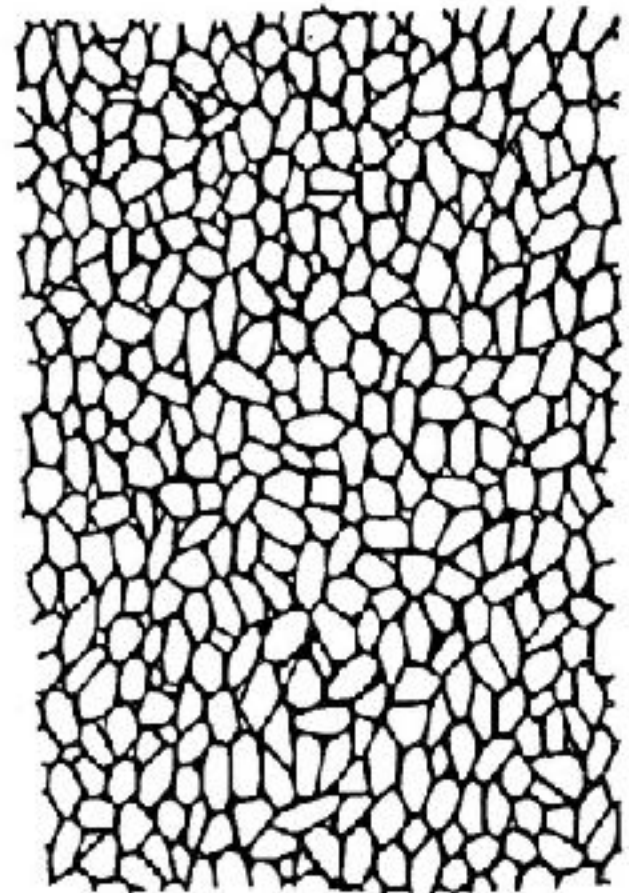
PROSOPECTENCHIMA:

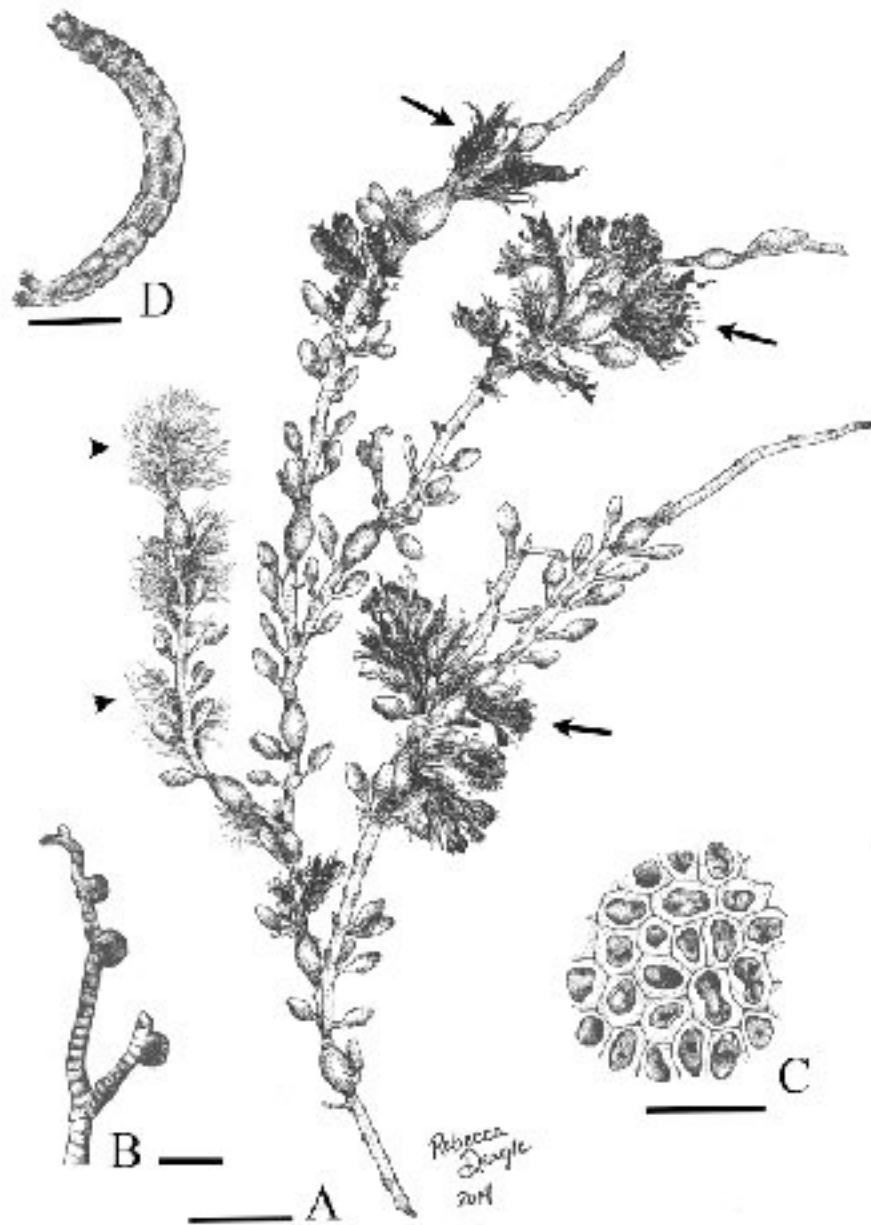
le cellule dei filamenti sono allungate, ed ancora riconoscibili.



PARAPLECTENCHIMA:

i filamenti sono indistinguibili, e le cellule hanno dimensioni quasi isodiametriche.





Ascophyllum nodosum and its symbionts:

- two brown algae (*Ascophyllum nodosum*, *Elachista fucicola*),
- two red algae (*Vertebrata lanosa*, *Choreocolax polysiphoniae*),
- a fungus (*Mycophycias ascophylli*)
- ➔ symbiotum (!!!),
- an insect (*Halocladius variabilis*)
- a diatom (*Navicula endophytica*).